

# **ZEITSCHRIFT**

## **FÜR INDUKTIVE ABSTAMMUNGS- UND**

# **VERERBUNGSLEHRE**

HERAUSGEGEBEN UND GELEITET

VON

**CH. AUERBACH · H. BAUER · E. HADORN · A. KÜHN**  
**G. MELCHERS · F. OEHLKERS · K. PÄTAU · H. STUBBE**

**85. BAND 2. HEFT**

MIT 34 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 9. JULI 1953)



**BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**  
**SPRINGER-VERLAG**

**1953**

**Z. Ver-  
erbungslehre**

**Preis DM 31.60**



# Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre.

Begründet 1908. Herausgegeben von C. Correns, V. Haecker, G. Steinmann, R. v. Wettstein, Erwin Baur u. a. Band 1—81 (1944) Berlin, Gebr. Bornträger, ab Band 82 (1948) Berlin, Springer.

Die „Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre“ erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Manuskripte sind unter Berücksichtigung der besonderen Arbeitsrichtung an einen der nachstehenden Herausgeber zu senden:

*Dr. Charlotte Auerbach, Institute of Animal Genetics, Kings Buildings, West Mains Road, Edinburgh/Schottland.*

*Professor Dr. Hans Bauer, Wilhelmshaven, Max Planck-Institut für Meeresbiologie, Anton-Dohrn-Weg,*

*Professor Dr. Ernst Hadorn, Zürich (Schweiz), Zoologisches Institut der Universität, Künstlergasse 16,*

*Professor Dr. Alfred Kühn, Max Planck-Institut für Biologie, Tübingen, Spemannstraße 34,*

*Professor Dr. Georg Melchers, Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

*Professor Dr. Friedrich Oehlkers, Freiburg i. Br., Botanisches Institut, Schänzlestraße 9—11,*

*Professor Dr. Klaus Patau, Department of Botany, Biology Building, University of Wisconsin, Madison 6 Wis. U.S.A.,*

*Professor Dr. Hans Stubbe, Gatersleben (Bezirk Dessau), Institut für Kulturpflanzenforschung.*

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei den Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Von jeder Arbeit werden 75 Sonderabdrucke unentgeltlich geliefert.

Dissertationen und Habilitationsschriften werden als solche nicht in die Zeitschrift aufgenommen. Ist eine in die Zeitschrift aufgenommene Arbeit als Dissertation oder Habilitationsschrift von einer Fakultät angenommen, darf dies durch eine Fußnote vermerkt werden. Mit allen für eine Dissertations- oder Habilitationsschrift notwendigen Sonderausstattungen (besonderer Titel, Lebenslauf usw.) befaßt sich der Verlag grundsätzlich nicht, er stellt jedoch den Doktoranden bzw. Dozenten den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertations- bzw. Habilitationsexemplare.

Der Autor erhält einen Unkostensersatz für Originalabhandlungen und kleinere Mitteilungen von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen.

Alle Korrekturen sind an

*Professor Dr. Georg Melchers, (14b) Tübingen, Max Planck-Institut für Biologie, Corrensstraße 1,*

alle die Zeitschrift betreffenden geschäftlichen Mitteilungen an den  
*Springer-Verlag, (17a) Heidelberg, Neuenheimer Landstraße 24,*  
zu senden.

Die geschäftsführenden Herausgeber:

*G. Melchers*

*H. Stubbe*

Berlin W 35

Reichpietschufer 20

Fernsprecher: 249251

Vertriebsvertretung im Ausland:

*Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W. 1*



Aus dem Botanischen Garten der Stadt und dem Botanischen Institut der Universität Köln.

# ÜBER ZUSAMMENHÄNGE ZWISCHEN POLYPLOIDIE, VERBREITUNG, SYSTEMATISCHER UND SOZIOLOGISCHER STELLUNG VON PFLANZENARTEN IN MITTELEUROPA.

Von

RÜDIGER KNAPP.

(Eingegangen am 20. November 1952.)

Seit von einer größeren Menge von Pflanzen die Zahlen der Chromosomen bekanntgeworden sind, stellte man fest, daß diese innerhalb nahe verwandter Artengruppen sehr häufig in einem Verhältnis schwanken, wie man es sonst zwischen diploiden und polyploiden Rassen der gleichen Spezies findet. Daß in der Natur offenbar neue Arten durch Kreuzung in Verbindung mit einer Vermehrung der Genome (Polyploidisierung) entstehen können, gelang MÜNTZING (1930) an der Gattung *Galeopsis* und NILSSON (1931) bei *Salix* nachzuweisen. Die große Bedeutung der Erscheinung der Polyploidie für die Artbildung wurde dadurch bewiesen. Neben der Prüfung der Eigenschaften von vorwiegend experimentell erzeugten Polyploiden gegenüber den diploiden Ausgangsformen (z. B. MANTON 1935, MÜNTZING 1936, STRAUB 1940, WETTSTEIN 1940, BOWDEN 1940, SCHWANITZ 1940, RANDOLPH 1941, PIRSCHLE 1942a und b, LÖVE 1943, SINNOTT und FRANKLIN 1943, SCHRÖCK 1944) lag es nahe, in der heutigen Flora und Vegetation nach Zusammenhängen zwischen Polyploidie und Verbreitung der Pflanzen zu suchen. Auf Grund derartiger Untersuchungen stellte HAGERUP 1932 beim Vergleich verschiedener Floren in aus klimatischen Gründen für den Pflanzenwuchs ungünstigen Gebieten gegenüber anderen Wuchsräumen einen ganz auffällig hohen Anteil von Polyploiden fest. TISCHLER (1935) ermittelte durch umfangreiche Berechnungen, daß der Anteil der Polyploiden an der Flora in Europa um so größer ist, je weiter ein Gebiet im Norden liegt und somit kälteres, in vieler Hinsicht für den Pflanzenwuchs ungünstigeres Klima besitzt. Im Mittelmeergebiet ist er am geringsten (Zykladen 34,1%, TISCHLER 1946, Sizilien 37,0%, TISCHLER 1946); im mitteleuropäischen Laubwaldgebiet erreicht er mittlere Werte (Schleswig-Holstein 50,2%, TISCHLER 1946, Dänemark 53,5%, LÖVE 1948), um im arktischen Gebiet einen sehr hohen Betrag zu erlangen (Süd-Grönland 71,9%, Spitzbergen 73,6%, LÖVE 1949).

Auch beim Ansteigen von warmen, tiefen Lagen in kalte Gebirgsgegenden innerhalb Mitteleuropas nimmt der Anteil der Polyploiden zu, wie Tabelle 1 zeigt.

Diese Zunahme der Polyploiden ist allerdings viel weniger stark als beim Übergang von südlichen in nördliche Länder.

Das Ansteigen der Anteile der Polyploiden in klimatisch für den Pflanzenwuchs ungünstigen Gebieten scheint durch Ergebnisse bestätigt zu werden, wie sie z. B. MANTON (1934) an *Biscutella laevigata* und ERLANDSSON (1942) an *Parnassia palustris* gewann. Bei beiden Arten konnte gezeigt werden, daß sie in den kalten, ungünstigeren Klimatalagen (*Biscutella* mittel- und südeuropäische



Tabelle 1. *Diploide und Polyploide in der Flora einiger mitteleuropäischer Gebiete.* (Nur Phanero-, Hemikrypto- und Therophyten im Sinne von RAUNKIAER. Arten, deren Chromosomenzahlen noch unbekannt sind, wurden nicht berücksichtigt.)

		Höhenlage m	Mittlere Temperaturen		Anzahl der berück- sichtig- ten Arten	Poly- ploide %
			Jahr ° C	Juli ° C		
1.	Umgebung von Darmstadt (etwa 80 km <sup>2</sup> ) . . . . .	80—200	10	18	626	45,9
2.	Umgebung von Lauterbach (Oberhessen) (etwa 80 km <sup>2</sup> ) . . . . .	250—400	8	16	458	47,3
3.	Kleines Walsertal, Teil der Mischwaldstufe . . . . .	1100—1300	5	13	309	50,8
4.	Kleines Walsertal, Teil der Grünerlen-Legföhrenstufe . . . . .	1500—1700	3	10	216	51,0
5.	Kleines Walsertal, Teil der alpinen Stufe . . . . .	2100—2600	0	7	140	52,1

In den Floren der einzelnen Höhenstufen des Kleinen Walsertales (3.—5.) wurde ein Auftreten in örtlichen Lagen mit Stufenumkehr und ähnlichem nicht berücksichtigt. Die gesamte Fläche des Kleinen Walsertales (Alpen von Vorarlberg) umfaßt 96,9 km<sup>2</sup>, wovon die Florenbereiche Nr. 3—5 entsprechende Teilgebiete repräsentieren.

Hochgebirge, *Parnassia boreale*, arktische und gebirgige Lagen Fennoskandiaviens) durchweg als Polyploide, in gemäßigten, wärmeren Klimatalen Mitteleuropas und des südlichen Skandiaviens als Diploide vorkommen. Auch innerhalb desselben Landes zeigt sich auf gewissen Standorten, z. B. in der Sumpf- und Ufervegetation, auf manchen kochsalz-reichen Böden, ein besonders hoher Anteil von Polyploiden, wie TISCHLER (1937), ROHWEDER (1936, 1937), WULFF (1937) und CHRISTIANSEN (1949) feststellten.

Alle diese Zusammenhänge sind jedoch nicht so zu verstehen, daß kaltes Klima u. a. ein Aufwachsen von Diploiden ausschließen würde, sondern es wächst lediglich der prozentuale Anteil der Polyploiden an einer Gesamtflora bzw. der vollständigen Artenkombinationen eines Bestandes einer Pflanzengesellschaft an. Denn es hat sich gezeigt, worauf insbesondere schon WETTSTEIN (1940) hingewiesen hat, daß das obengenannte Verhalten von *Biscutella* und *Parnassia palustris* keineswegs dem sämtlicher ähnlich verbreiteter Arten entspricht. Bei anderen Arten, z. B. bei *Silene vulgaris*, besitzen die Oekotypen des Flachlandes und des Hochgebirges die gleichen Chromosomenzahlen. Beim Verwandtschaftskreis von *Arenaria serpyllifolia* ist sogar die alpine Varietät (var. *marschlinsii*) diploid, während in wärmeren Lagen Polyploide vorkommen.

Daß der Anteil von Polyploiden in kalten Gebieten und auf bestimmten Standorten besonders hoch ist, hat sich jedoch bisher in fast allen untersuchten Fällen erwiesen. Auf der einen Seite ist man geneigt anzunehmen, daß die Polyploiden zur Besiedlung von derartigen Gebieten und Standorten besonders befähigt seien. LÖVE (1949) sucht diese Annahme durch eine sehr ausführliche Auswertung der Literatur, die sich mit den Eigenschaften von Polyploiden beschäftigt, wahrscheinlich zu machen. Diese Meinung ist jedoch nicht unwidersprochen geblieben (Soó 1947, GUSTAFSSON 1948, STEBBINS 1950). Von GUSTAFSSON wird die Erscheinung vor allem auf die Begünstigung der Mehrjährigen und apomiktischen Arten in kalten Klimagebieten und auf nassen Standorten



zurückgeführt. Den besonders hohen Anteil der Polyploiden bei den mehrjährigen Pflanzen haben schon MÜNTZING 1936 und STEBBINS 1938 hervorgehoben.

Der Zusammenhang zwischen dem Anteil der Polyploiden und den Familien und Ordnungen ist sehr deutlich und aus den Zusammenstellungen von Soó (1947) und LÖVE (1949) zu ersehen. Familien mit einem hohen Anteil von Polyploiden (*Gramineae*, *Cyperaceae*, *Rosaceae*) stehen solche mit vorwiegend diploiden Arten gegenüber (*Orchidaceae*, *Leguminosae*, *Umbelliferae*). TISCHLER (1950) stellt ferner fest, daß Gattungen der mitteleuropäischen Flora, in denen lediglich diploide Arten vorkommen, im Durchschnitt nur 1,8 Spezies, diejenigen mit Polyploiden dagegen 4,3 Arten besäßen. Er schließt daraus, daß die Art- und Rassenbildung bei Gattungen mit Polyploiden viel größer sei als bei rein diploiden Verwandtschaftskreisen. Diese an anderen Stellen schon ausführlicher betrachteten Beziehungen zwischen systematischen Einheiten und Polyploidie sollen hier nicht näher behandelt werden.

Eingehender untersucht seien jedoch die Zusammenhänge zwischen Polyploidie und Lebensform im Sinne RAUNKIAERS (1905, 1934) und der Ausbreitungsfähigkeit einer Art.

Den Berechnungen der Anteile von Poly- und Diploiden liegen die Zusammenstellungen über die Chromosomenzahlen von LÖVE (1948), TISCHLER (1950), Soó und JÁVORKA (1951) zugrunde. Berücksichtigt wurden ferner alle mir bekannt gewordenen Schriften, in denen Chromosomenzahlen mitgeteilt werden, die in den genannten Werken noch nicht enthalten sind. Eine Reihe bisher nicht bekannter Chromosomenzahlen wurde ferner in Zusammenarbeit mit Fräulein cand. A. VENNEKOHL festgestellt. Bei den Berechnungen wurden ausschließlich Gefäßpflanzen berücksichtigt.

Durch die immer umfangreicher werdende Literatur hierüber stellt es sich in zunehmender Klarheit heraus, daß wenigstens die Wildformen des größten Teiles der Pflanzenarten innerhalb des gesamten Areales der betreffenden Spezies die gleichen Chromosomen- und Genomzahlen aufweisen. Für Untersuchungen, wie sie hier angestellt sind, erscheint es daher nicht unbedingt erforderlich zu sein, in jedem Wuchsraume erneut die Chromosomenzahlen der dort vorkommenden Pflanzenarten festzustellen. Nach TISCHLER (1950) sind von den 2224 bisher untersuchten mitteleuropäischen Gefäßpflanzenarten von 91,2% entweder nur diploide oder nur polyploide Formen bekanntgeworden. Unter den restlichen 8,8% befinden sich diejenigen Arten, deren Chromosomen- und Genomzahlen zum Teil recht starken Schwankungen unterworfen sind, z. B. *Cardamine pratensis*, *Erophila verna*, *Ranunculus ficaria*, *Poa pratensis* u. a. Sie sind in den vorliegenden Berechnungen meist gesondert berücksichtigt worden ( $d + p$ ), so daß ihr Einfluß auf die prozentualen Anteile der Polyploiden im einzelnen nachgeprüft werden kann. (Tabelle 2).

#### A. Polyploidie und Lebensformen.

Bei den in Mitteleuropa wichtigsten Lebensformengruppen ergeben sich die in Tabelle 2 dargestellten Anteile von Diploiden und Polyploiden in den Floren einiger Gebiete von kleinem Umfange.



Tabelle 2.

	Phanerophyten					Hemikryptophyten					Therophyten				
	Artenzahl und Anteil %	<i>d</i> %	<i>d + p</i> %	<i>p</i> %	Artenzahl und Anteil %	<i>d</i> %	<i>d + p</i> %	<i>p</i> %	Artenzahl und Anteil %	<i>d</i> %	<i>d + p</i> %	<i>p</i> %	Artenzahl und Anteil %	<i>d</i> %	<i>d + p</i> %
1. Umgebung von Darnstadt	69 (11,0%)	44,9	10,2	44,9	353 (56,4%)	35,1	12,5	52,4	204 (32,6%)	51,4	13,3	35,3			
2. Umgebung von Lauterbach (Oberhessen)	58 (12,7%)	41,4	8,6	50,0	275 (60,0%)	34,2	12,7	53,0	125 (27,3%)	51,2	15,2	33,6			
3. Kleines Walsertal, Teil der Mischwald-Stufe	30 (9,7%)	56,7	6,6	36,7	245 (79,3%)	33,5	12,7	53,9	34 (11,0%)	44,7	14,2	41,1			
4. Kleines Walsertal, Teil der Grünerlen-Legföhren- Stufe	18 (8,3%)	50,0	5,6	44,4	187 (86,6%)	36,4	12,3	51,3	11 (5,1%)	36,4	9,1	54,5			
5. Kleines Walsertal, Teil der alpinen Stufe	1 (0,7%)	—	—	(100,0)	133 (95,0%)	39,9	9,0	51,1	6 (4,3%)	(33,3)	—	(66,7)			

Es sind nur Arten berücksichtigt, die die bei Tabelle 1 genannten Voraussetzungen erfüllten. Die hinter den Zahlen der jeweils berücksichtigten Arten genannten Anteile in Prozent beziehen sich auf die Summe der in einer Flora den Berechnungen zugrunde liegenden Phanero-, Hemikrypto- und Therophyten. Angaben über Klima und Höhenlage für die einzelnen Gebiete in Tabelle 1. *d* Diploide, *p* Polyploide, *d + p* Arten, bei denen sowohl diploide als auch polyploide Rassen bekanntgeworden sind.

Solange die betreffende Lebensformen-  
gruppe reichlich in einer Flora vertreten  
ist (über etwa 50 Arten), überwiegen also  
bei den einjährigen Arten, den Therophyten,  
eindeutig die Diploiden, während zu den  
Hemikryptophyten, die den größten Teil  
der in Mitteleuropa heimischen mehrjährigen  
Kräuter um fassen, vorzugsweise Polyploide  
gehören. Die Phanerophyten, zu denen  
die meisten unserer Holzgewächse — Bäume,  
Sträucher, holzige Lianen — gehören,  
nehmen eine Mittelstellung ein. Im ein-  
zelnen kann die genannte Reihenfolge aber  
dann wechseln, wenn eine Lebensformen-  
gruppe nur schwach in einer Flora vertreten  
ist. Dann können Zufälligkeiten und Eigen-  
schaften bestimmter Gattungen ausschlag-  
gebend sein. Es kann dann zu Verhält-  
nissen kommen, wie in Spalte 4 der Tabelle 2  
(Kleines Walsertal, Grünerlen-Legföhren-  
stufe), wo bei den 11 dort noch wachsenden  
Therophyten der Anteil der Polyploiden  
besonders groß ist.

Der hohe Anteil der Polyploiden bei  
den mehrjährigen Hemikryptophyten ist  
offensichtlich unabhängig von der syste-  
matischen Stellung einer Art. Denn bei  
sehr vielen Gattungen sind Therophyten  
diploid, Hemikryptophyten dagegen poly-  
ploid. (Tabelle 3).

Allerdings gibt es auch eine Reihe  
Gattungen, in denen sowohl diploide und  
polyploide Therophyten (z. B. *Veronica*,  
*Setaria*) und Hemikryptophyten (z. B.  
*Euphorbia*, *Crepis*, *Valeriana*) vorkommen.

Das Anwachsen des Anteiles der Poly-  
ploiden in kälteren Gebieten ist teilweise



Tabelle 3.

Gattung	Diploide Therophyten	Polyploide Hemikryptophyten
<i>Bromus</i>	<i>sterilis</i> L., <i>tectorum</i> L., <i>japonicus</i> THUNB., <i>squarrosus</i> L.	<i>erectus</i> HUDS., <i>inermis</i> LEYSS.
<i>Aira s. l.</i>	<i>caryophylla</i> L., <i>praecox</i> L.	<i>caespitosa</i> L., <i>flexuosa</i> L.
<i>Agrostis s. l.</i>	<i>spica-venti</i> L., <i>interrupta</i> L.	<i>stolonifera</i> L., <i>gigantea</i> ROTH., <i>tenuis</i> SIBTH.
<i>Alopecurus</i>	<i>agrestis</i> L.	<i>pratensis</i> L., <i>geniculatus</i> L.
<i>Delphinium</i>	<i>consolida</i> L., <i>ajacis</i> L. em. GAY.	<i>elatum</i> L.
<i>Veronica</i>	<i>triphyllos</i> L., <i>praecox</i> L., <i>polita</i> FRIES., <i>arvensis</i> L., <i>verna</i> L., <i>dillenii</i> CR.	<i>austriaca</i> L., <i>teucrium</i> L., <i>anagallis-aquatica</i> L., <i>longifolia</i> L.
<i>Stachys</i>	<i>arvensis</i> L.	<i>germanica</i> L., <i>alpina</i> L., <i>silvatica</i> L., <i>palustris</i> L.
<i>Gentiana</i>	<i>tenella</i> ROTTB., <i>nivalis</i> L.	<i>verna</i> L., <i>bavarica</i> L., <i>clusii</i> PERR. et SONG., <i>kochiana</i> PERR. et SONG., <i>asclepiadea</i> L.
<i>Asperula</i>	<i>arvensis</i> L., <i>aparine</i> M. BIEB.	<i>glauca</i> (L.) BESS., <i>tinctoria</i> L.
<i>Gnaphalium</i>	<i>luteo-album</i> L., <i>uliginosum</i> L.	<i>supinum</i> L., <i>norvegicum</i> GUNN., <i>silvaticum</i> L.

dadurch zu erklären, daß Therophyten und Phanerophyten mit ihren relativ hohen Prozents von Diploiden dort immer weniger auftreten, während die Bedeutung der Hemikryptophyten zunimmt (z. B. Tabelle 2). Wenn bei einer summarischen Betrachtung der Gesamtflora trotzdem ein Zunehmen des Anteiles der Polyploiden innerhalb der Hemikryptophyten zu beobachten ist (LÖVE 1949) oder in unserem Beispiel (Tabelle 2) trotz der später zu behandelnden Verhältnisse dieser annähernd gleich bleibt, so liegt das wohl vorwiegend daran, daß in kalten Gebieten die Bedeutung der Familien zunimmt, bei denen besonders viele Hemikryptophyten polyploid sind. Hierzu gehören insbesondere die Gramineen und Cyperaceen. In Tabelle 4 sind diese Verhältnisse für die Hemikryptophyten in 5 Gebieten dargestellt, die sich durch unterschiedliche Höhenlage und Wärme auszeichnen.

Es zeigt sich also bei den Gramineen und Cyperaceen mit ihrem hohen Anteil von Polyploiden eine relativ geringe Abnahme der Artenzahl, während die Hemikryptophyten aus der Familie der Umbelliferen bereits in mittleren Höhenlagen sehr viel weniger formenreich als in den tiefsten und wärmsten Gebieten sind und schließlich in der alpinen Stufe fast völlig fehlen. Berechnet man das Verhältnis von Polyploiden zu Diploiden bei den Hemikryptophyten in den 3 Familien, so ergibt sich, daß es in den wärmsten Gebieten etwa 1,8:1 beträgt, in den kältesten Lagen dagegen auf 4:1 ansteigt. Es ist übrigens interessant, daß bei den Hemikryptophyten aus der Familie der Gramineen mit steigender Höhe der Anteil von Polyploiden nicht wächst, sondern sogar abnimmt. Auf diese Erscheinungen wird später noch hingewiesen werden.

Eine weit einheitlichere Zusammensetzung als die Gesamtflora bestimmter Gebiete besitzen verwandte Pflanzengesellschaften, die in verschiedenen Wuchsräumen analoge Standorte besiedeln, welche sich in erster Linie nur durch



Tabelle 4. Zahl und Polyploidie der Hemikryptophyten.

Gebiet (Höhenlage und Klima in Tabelle 1 angegeben)	Umgebung von Darmstadt	Umgebung von Lauterbach (Ober- hessen)	Kleines Walsertal		
			Teil der Mischwald- stufe	Teil der Grünerlen- Legföhren- stufe	Teil der alpinen Stufe
<i>Gramineae:</i>					
Polyploid . . . . .	35	29	20	12	11
Diploid . . . . .	13	11	7	5	5
Polyploid + Diploid . . . . .	7	6	4	2	1
Unbekannt . . . . .	—	1	1	4	2
<i>Cyperaceae:</i>					
Polyploid . . . . .	24	23	23	17	9
Unbekannt, vermutlich polyploid	1	2	2	3	3
Diploid . . . . .	1	1	1	—	—
Polyploid + Diploid . . . . .	1	1	—	—	—
<i>Umbelliferae:</i>					
Polyploid . . . . .	2	1	1	—	—
Diploid . . . . .	20	12	10	5	—
Polyploid + Diploid . . . . .	2	1	—	—	—
Unbekannt . . . . .	2	—	1	1	1
Gesamtzahl für die 3 Familien:					
Polyploid . . . . .	61	53	44	29	20
Diploid . . . . .	34	24	18	10	5
Verh. Polyploid: Diploid (diploide = 100) . . . . .	179	221	244	290	400

verschiedenes Großklima unterscheiden. Innerhalb einer Gruppe von nahe verwandten Pflanzengesellschaften ist auch der Anteil der einzelnen Familien relativ gleichartig. Wenn also kälteres Klima und verkürzte Vegetationsperiode tatsächlich einen direkten Einfluß auf den Anteil der Polyploiden haben sollten, müßte dieses bei einer Analyse derartiger Pflanzengesellschaften zum Ausdruck kommen. Derartige vergleichende Untersuchungen von verwandten Pflanzengesellschaften aus verschiedenen Wuchsräumen sind bisher nur sehr wenig angestellt worden. A. und D. Löve (1949) führen einige Beispiele aus Ungarn, Schonen und Norwegen an. Es handelt sich jedoch größtenteils um sehr artenarme Pflanzengesellschaften, die sich zu derartigen Untersuchungen verhältnismäßig wenig eignen, und durchweg um Assoziationen nasser Standorte, bei denen das Großklima auf die Artenzusammensetzung einen relativ geringen Einfluß hat.

Es wurden daher 2 Gesellschaftsgruppen untersucht, die sich einmal durch Artenreichtum auszeichnen und außerdem außerhalb der Einflußbereiche des Grundwassers und von Überschwemmungen wachsen. In ihnen kann daher das Großklima als ein entscheidender Faktor für die Artenzusammensetzung besonders wirksam werden. Von jeder Gesellschaft wurden 6 Einzelbestände (Flächengröße jedes Bestandes meist 100—400 m<sup>2</sup>) analysiert und für diese gesondert der prozentuale Anteil der einzelnen Gruppen berechnet. Berücksichtigt wurde nur, ob eine Art in dem betreffenden Bestande vorkam. Ein Unterschied zwischen Dominanten und Pflanzen mit geringem Deckungsgrad wurde nicht gemacht, da dieses meines Erachtens für die vorliegende Untersuchung nicht zweckmäßig zu sein schien. Insgesamt wurden je 6 standörtlich analoge Gesellschaften aus klimatisch unterschiedlichen Wuchsräumen verglichen, so daß innerhalb jeder Gesellschaftsgruppe 36 typische Bestände analysiert wurden.



Tabelle 5. Laub- und Mischwälder auf gut mit Basen versorgten Böden (vorwiegend braune Waldböden hoher Basensättigung,  $p_H$  meist 5,5—7,0) und hohen Nährstoffreserven. Standorte ohne Grundwassereinfluß und ohne Überschwemmungen.

Herkunftsgebiet	Höhenlage m	Mittlere Temperatur		Literatur Vegetationsaufnahmen	Bezeichnung der Pflanzengesellschaft	Mittlere Artenzahl
		Jahr ° C	Juli ° C			
Trockengebiet Wiener Becken. . . . .	180— 300	10	20	KNAPP 1944a	<i>Querceto-Carpine- tum typicum</i>	50,8
Mitteldeutsches Trockengebiet. . .	100— 300	9	18	KNAPP 1944b	<i>Querceto-Carpine- tum typicum</i>	43,0
Tiefe Lagen des Wiener Waldes. . . .	250— 450	8	18	KNAPP 1944a	<i>Querceto-Carpine- tum typicum</i>	46,7
Buchen-Geb. der nördlichen Voralpen Österreichs . . . .	400— 600	7	17	KNAPP 1944a	<i>Fagetum typicum</i>	52,7
Tiefere Lagen, Kleines Walsertal	1000—1400	5	13	KNAPP n. p.	<i>Fagetum subalpinum</i> (= <i>Acereto-Fage- tum</i> )	54,2
Mittlere Lagen, Kleines Walsertal .	1400—1800	3	10	KNAPP n. p.	<i>Alnetum viridis</i>	27,3

Prozentuale Anteile der einzelnen Lebensformen, der Polyploiden und Diploiden.

	Phanerophyten				Hemikryptophyten				Geophyten			
	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	d + p + unbekannt	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	d + p + unbekannt	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	d + p + unbekannt
1.	33,5	13,1	18,7	1,7	52,0	26,2	21,6	4,2	10,7	3,6	3,5	3,6
2.	23,1	10,7	12,4	—	55,8	29,7	24,0	2,1	12,5	7,5	1,0	4,0
3.	31,2	14,8	15,0	1,4	52,0	23,2	25,6	3,2	13,1	4,9	5,3	2,9
4.	31,2	13,8	15,4	2,0	49,3	23,5	22,4	3,4	13,8	5,6	6,0	2,2
5.	14,4	3,4	7,6	3,4	67,6	27,8	30,7	9,1	16,3	5,5	5,0	5,8
6.	5,7	3,8	1,9	—	88,6	36,6	32,1	19,9	4,9	4,2	—	0,7

	Therophyten				Chamaephyten				Gesamte	
	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	d + p + unbekannt	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	d + p + unbekannt	Poly-ploide	Di-ploide
1.	2,8	1,2	0,4	1,2	1,2	—	—	1,2	44,1	44,2
2.	4,6	2,3	2,3	—	3,9	—	1,7	2,2	50,2	41,4
3.	1,0	0,3	0,7	—	2,5	0,3	1,4	0,8	43,5	48,0
4.	1,0	0,3	0,7	—	5,0	1,5	1,9	1,6	44,7	46,4
5.	0,6	—	0,6	—	1,2	—	—	1,2	36,7	43,9
6.	—	—	—	—	0,7	—	—	0,7	44,6	34,0

Verhältnis der Polyploiden zu den Diploiden bei den Hemikryptophyten (Diploide = 100).

	Diploide	Polyploide
1.	100 ± 4,53	121,2 ± 7,87
2.	100 ± 13,90	123,8 ± 6,98
3.	100 ± 4,85	90,7 ± 12,65
4.	100 ± 7,50	105,0 ± 7,51
5.	100 ± 3,66	90,4 ± 6,96
6.	100 ± 6,84	114,0 ± 5,24



Durch die gesonderte Analyse von 6 Beständen in einer Pflanzengesellschaft ist es möglich, bei dem Verhältnis von Polyploiden zu Diploiden in den Tabellen 5 und 6 den mittleren Fehler anzugeben. Dieses ist insbesondere infolge der relativ geringen Zahl von Pflanzenarten, die in einem Einzelbestande auftreten können, wesentlich und ermöglicht es, auch unter diesen Umständen zu erkennen, ob eine Differenz zwischen den Anteilen der Polyploiden als gesichert angesehen werden kann. In den anderen Tabellen war eine derartige Berechnung des mittleren Fehlers nicht möglich, da es sich um sämtliche auf ihre Chromosomenzahlen untersuchten Arten der Flora eines Gebietes oder eines bestimmten Arealtypes handelt. Da die Berechnungen dort meist auf Grund einer sehr großen Zahl von Arten durchgeführt wurde, scheint aber auch — abgesehen davon, daß sie in diesen Fällen nicht möglich ist — eine Differenzsicherung auf Grund von Feststellungen des mittleren Fehlers von nicht so großer Bedeutung zu sein.

Bei den Laubwaldgesellschaften (Tabelle 5) ergibt sich mit zunehmender Höhenlage ein Ansteigen des Anteiles der Hemikryptophyten, während die Bedeutung der Phanerophyten geringer wird und die schon in tiefen Lagen nur wenig vorkommenden Therophyten schließlich ganz verschwinden. Die mittleren Artenzahlen sind bis 1400 m Höhe nicht sehr veränderlich, sind jedoch in den höchsten Lagen viel geringer. Von allen Lebensformengruppen scheinen nur die Hemikryptophyten für einen Vergleich des Anteiles der Polyploiden geeignet zu sein, da nur sie in allen 6 Wuchsräumen in genügend großer Artenzahl vertreten sind.

Im untersten Teile der Tabelle ist das Verhältnis der Diploiden (= 100) zu den Polyploiden bei den Hemikryptophyten und zugleich die einfachen mittleren Fehler hierfür genannt. Die Polyploidien sind hier im Mittel etwa in gleicher Artenzahl vertreten wie die Diploiden. Selbst zwischen dem höchsten (123,8) und niedrigsten Wert (90,4) ist auf Grund der Angaben der mittleren Fehler die Differenz statistisch nicht gesichert.

Bei den Glatt- und Goldhaferwiesen (Tabelle 6) ist die Zusammensetzung nach Lebensformen sehr viel einheitlicher. Durchweg dominieren eindeutig die Hemikryptophyten. Auch die Artenzahlen schwanken recht wenig. Vergleicht man bei den Hemikryptophyten das Verhältnis von Diploiden zu Polyploidien, so sind letztere im Durchschnitt etwas reichlicher vertreten. Das Verhältnis schwankt jedoch auch hier in den einzelnen Gesellschaften nur recht wenig, so daß selbst die größten Differenzen statistisch nicht gesichert sind.

Sowohl bei den Laub- und Mischwaldgesellschaften, wie auch bei den Glatt- und Goldhaferwiesen ist also bei Berücksichtigung der Lebensformen keine Zunahme der Polyploidien in kälteren Lagen zu beobachten.

Es ergibt sich also, daß bei einer Beschränkung der Betrachtung auf nur eine Lebensform und bei Ausschaltung der Begünstigung bestimmter Familien durch Beschränkung des Vergleiches auf einzelne Pflanzengesellschaften im kälteren Klima kein Ansteigen der Anteile der Polyploidien in Mitteleuropa festzustellen ist. Es ist also nicht wahrscheinlich, daß kälteres Klima eine direkte Begünstigung der Polyploidien bewirkt.

Über die Ursachen des hohen Anteiles der Polyploidien bei den Hemikryptophyten ist bis heute noch wenig Sicheres bekannt. Verschiedentlich ist eine



Tabelle 6. *Fettwiesen (Glatt- und Goldhaferwiesen) auf sehr nährstoffreichen, gut mit Stickstoff und Basen ( $p_H$  meist 5,0—7,0) versorgten Böden. Böden meist regelmäßig gedüngt. Einfluß von Grundwasser und Überschwemmungen mäßig bis fehlend. Der Rasen wird jährlich meist 2—3mal gemäht.*

Herkunftsgebiet	Höhenlage m	Mittlere Temperatur		Literatur Vegetations- aufnahmen	Bezeichnung der Pflanzengesellschaft	Mittlere Artenzahl
		Jahr °C	Juli °C			
Trockengebiet der nördlichen Oberrheinebene	80— 110	10	18	KNAPP 1946c	<i>Arrhenatheretum typicum</i>	31,0
Mitteldeutsches Trockengebiet . . .	70— 110	9	18	KNAPP 1946b	<i>Arrhenatheretum typicum</i>	34,8
Odenwald . . . . .	250— 400	8	17	KNAPP 1946a	<i>Arrhenatheretum typicum</i>	30,2
Vogelsberg, mittlere Lagen . . . . .	350— 450	7	16	KNAPP 1951	<i>Trisetetum filipenduletosum</i> , typ. Var.	32,5
Vogelsberg, höchste Lagen . . . . .	550— 700	6	15	KNAPP 1951	<i>Trisetetum polygonetosum</i> , Var. v. <i>Alopecurus</i>	37,0
Kleines Walsertal, tiefe Lagen, Allgäu . . .	1100—1300	5	13	KNAPP 1952	<i>Trisetetum chaerophylletosum</i>	34,3

Prozentuale Anteile der einzelnen Lebensformen, der Polyploiden und Diploiden.

	Hemikryptophyten				Geo- und Therophyten				Insgesamt	
	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	$\bar{d} + p$	Gesamt	Poly-ploid	Diploid	$\bar{d} + p$	Poly-ploide	Di-ploide
1.	95,7	44,0	33,0	18,7	4,2	2,1	2,1	—	46,1	35,1
2.	89,9	40,7	35,3	13,9	10,0	6,7	1,8	1,5	47,4	37,1
3.	98,0	42,9	38,9	16,2	1,8	1,2	0,6	—	44,1	39,5
4.	96,0	39,4	35,9	20,7	3,8	1,5	0,9	1,4	40,9	36,8
5.	93,9	44,4	31,8	17,7	5,9	5,6	0,3	—	50,0	32,1
6.	97,8	42,4	42,4	13,0	2,3	1,8	0,5	—	44,2	42,9

Verhältnis der Polyploiden zu den Diploiden bei den Hemikryptophyten (Diploide = 100).

	Diploide	Polyploide
1.	100 ± 9,73	133,5 ± 10,45
2.	100 ± 6,22	115,0 ± 3,94
3.	100 ± 6,16	110,5 ± 3,27
4.	100 ± 2,87	109,5 ± 3,86
5.	100 ± 5,65	139,5 ± 7,84
6.	100 ± 3,43	100,0 ± 3,76

Verlangsamung der allgemeinen Entwicklung und der Wachstumsvorgänge bei Polyploiden nachgewiesen worden (z. B. CHEN and TANG 1945, GYÖRFFY 1941, LESLEY 1930, LÖVE 1943, MANTON 1935, MÜNTZING 1936, PIRSCHLE 1942a und b, RANDOLPH 1941, SCHLÖSSER 1940, SINNOTT und FRANKLIN 1943). Jedoch braucht diese Verlangsamung der Entwicklung nicht mit einem Übergang zur Perennität gekoppelt zu sein. Mehrjährigkeit wird vielmehr wahrscheinlich durch besondere Gene bestimmt. Man könnte sich jedoch vorstellen, daß eine langsame Entwicklung bei solchen Pflanzen einen ausgesprochen negativen



Selektionswert besitzt, denen nur eine kurze Frist von der Keimung bis zur Fruchtreife zur Verfügung steht und bei denen eine Erhaltung der Art verhindert wird, wenn diese Frist überschritten wird. Das ist jedoch bei den Therophyten der Äcker und der Gebiete mit periodischen Trocken- und Kälteperioden oder mit kurzen Regenzeiten der Fall. Wenn bei einjährigen Ackerunkrautarten z. B. die Fruchtreife nicht bis zur nächsten gründlichen Bodenbearbeitung ihres Wuchsortes vollendet ist, können sie sich nicht fortpflanzen. Bei einer Verlangsamung der Entwicklung von Therophyten im Trockenklima könnten die durch eine kurze Regenperiode angereicherten Wasservorräte nicht bis zur Zeit der Samenreife ausreichen. Dadurch könnte vielleicht bei derartigen Therophyten eine Erhaltung und Anreicherung von diploiden Formen zu erklären sein.

Umgekehrt bedeutet eine verlangsamte Entwicklung bei den mehrjährigen Hemikryptophyten kein unbedingtes Hemmnis für die Erhaltungsfähigkeit einer Art. Es können daher günstige Eigenschaften der Polyploidie, z. B. die höhere Anpassungsfähigkeit (MELCHERS 1946) und stärkere Euryoezie, voll zur Auswirkung kommen. Daher könnten sich bei den mehrjährigen Hemikryptophyten die Polyploiden durchsetzen und anreichern.

In scheinbarem Widerspruch zu diesen Überlegungen steht der relativ geringe Anteil der Polyploiden bei den ebenfalls langlebigen Phanerophyten. Jedoch zeichnen sich die vorwiegend diploiden Phanerophytengattungen und -familien meist durch hohe Chromosomengrundzahlen aus (z. B. *Fagaceae* 12, *Pirus*, *Malus*, *Sorbus*, *Crataegus* und *Mespilus* 17, *Salicaceae* 19), so daß es fraglich erscheint, ob hier echte Diploidie vorliegt oder ob nicht bei der Entstehung dieser Formen in früheren Erdperioden Polyploidieerscheinungen eine Rolle gespielt haben (STEBBINS 1950).

#### B. Polyploidie und Vegetationsentwicklung (Sukzessionen).

Da bereits auf unterschiedliche Ausbreitungsfähigkeit von polyploiden und diploiden Arten hingewiesen war (z. B. GUSTAFSSON 1948b, EHRENDORFER 1949, STEBBINS 1950), wurde deren Anteil in den einzelnen Stadien der Sukzessionen untersucht. Unterschieden wurden hierbei Initialstadien, die aus der Pflanzenwelt bestehen, die sich zuerst auf unbewachsenen Flächen, z. B. Brachäckern, Kahlschlägen, jungen Gesteinsmuren, Gletschermoränen unmittelbar nach dem Abschmelzen des Eises, ansiedeln und die Entwicklung einer geschlossenen Pflanzendecke einleiten können. Diesen stehen die Endstadien der Sukzessionen gegenüber, die die Schlußgesellschaften, also in Mitteleuropa in erster Linie Wälder, umfassen. Eine Mittelstellung nehmen die Zwischenstadien ein, die zwischen die beiden zuerst genannten Pflanzengesellschaftsgruppen eingeschaltet sind und in denen oft rasch ausbreitungsfähige Gramineen eine große Rolle spielen. Berücksichtigt man summarisch alle für die einzelnen Stadien charakteristischen Arten, so zeigen sich folgende Verhältnisse (Tabelle 7):

Tabelle 7. Anteile von Diploiden und Polyploiden bei den charakteristischen Arten einzelner Sukzessionsstadien (Arten mit gleichzeitig diploiden und polyploiden Formen nicht berücksichtigt).

Sukzessionsstadium	Diploide %	Polyploide %	Zahl der berücksichtigten Arten
Initialstadien . . . .	61,2	38,8	224
Zwischenstadien . . .	28,3	71,7	343
Endstadien . . . . .	63,6	36,4	121



Es zeigt sich also ein sehr starkes Ansteigen des Anteiles der Polyploiden in den Zwischenstadien. Sowohl in den Initialstadien wie in den Endstadien überwiegen dagegen Diploide.

Die Zunahme der Polyploiden in den auf die Initialstadien folgenden Phasen der Vegetationsentwicklung geht auch sehr deutlich aus den Untersuchungen hervor, die G. HERMANN (1947) auf Brachflächen und I. MÖLLER (1949) auf Trümmerschutt anstellten. Diese Verhältnisse könnten teilweise aus dem Anteil der Lebensformen an den einzelnen Sukzessionsstadien erklärt werden. Denn in den Initialstadien sind die vorwiegend diploiden Therophyten sehr stark vertreten, in den Zwischenstadien dagegen die an Polyploiden reichen Hemikryptophyten, wie Tabelle 8 zeigt.

Tabelle 8. Verhältnis von Thero-, Hemikrypto- und Phanerophyten (insgesamt = 100) bei den für die einzelnen Sukzessionsstadien charakteristischen Arten.

Sukzessionsstadium	Therophyten	Hemikryptophyten	Phanerophyten
Initialstadien . . . .	67,9	25,9	6,2
Zwischenstadien . . .	3,5	86,1	10,4
Endstadien . . . . .	3,4	67,2	29,3

Auffällig bleibt jedoch der hohe Anteil der Diploiden in den Endstadien. Es scheint also, daß der Anteil von Polyploiden in den Endstadien unabhängig von dem Verhältnis der Lebensformen abnimmt. Sollte dieses zutreffen, müßte der Anteil der Polyploiden bei Arten gleicher Lebensform und, um den Fehler, der bei Berücksichtigung ungleicher Verwandtschaftskreise entstehen könnte, auszuschalten, gleicher Familienzugehörigkeit, in den Endstadien abnehmen. Diese Verhältnisse zeigt bei einer Reihe von Familien Tabelle 9.

Tabelle 9. Zahl der Diploiden und der Polyploiden unter den für einzelne Sukzessionsstadien charakteristischen Hemikryptophyten innerhalb einiger Familien.

	Initialstadien		Zwischenstadien		Endstadien	
	Gesamtzahl der berücksichtigten Diploide + Polyploide	davon Polyploide %	Gesamtzahl der berücksichtigten Diploide + Polyploide	davon Polyploide %	Gesamtzahl der berücksichtigten Diploide + Polyploide	davon Polyploide %
<i>Ranunculaceae</i> . . . .	1	(100,0)	18	55,5	11	54,5
<i>Leguminosae</i> . . . .	6	60,0	23	21,7	7	0,0
<i>Caryophyllaceae</i> . . .	13	61,6	6	16,7	6	0,0
<i>Synandreae</i> . . . . .	35	65,7	57	49,1	13	46,2
<i>Gramineae</i> . . . . .	15	93,3	34	73,5	17	47,0

Innerhalb der gleichen Lebensform (Hemikryptophyten) und der gleichen Familie ist der Anteil der Polyploiden in den Initialstadien also besonders hoch und sinkt im Laufe der Sukzession allmählich ab. Die Polyploiden sind also bei der Neubesiedlung von unbewachsenen Flächen begünstigt. Ihre größere Variabilität und Anpassungsfähigkeit (EHRENDORFER 1949, MELCHERS 1946) erweisen sich hierbei offensichtlich als besonders vorteilhaft. Auch die Begünstigung vegetativer Vermehrung bei Polyploidie (FAGERLIND 1944, GUSTAFSSON 1948 a und b, NYGREN 1949) erleichtert die rasche Besiedlung von Neuland. Auffällig ist jedoch, daß die Polyploiden später zurücktreten und an ihre Stelle sich eine Vegetation aus vorwiegend diploiden Pflanzenarten anzusiedeln vermag. Bei dem nach Abschluß der Initialstadien der Sukzession einsetzendem scharfen

Konkurrenzkampf um den Raum und bei der nun vielfach stärkeren Beschattung durch höher wüchsige Pflanzenarten können offensichtlich alte, stärker spezialisierte Typen, wie sie die Diploiden vielfach darstellen, überlegen sein.

Die Resultate der Betrachtung der Sukzessionen, wie sie sich bei der Besiedlung von Flußalluvionen, Brachflächen usw. durch die Pflanzen ergeben, entsprechen der Begünstigung der Polyploiden, die STEBBINS (1950) für die Pflanzenwelt von neu von bestimmten Floren zu besiedelnden Großräumen feststellt. Derartige Großräume entstanden z. B. beim Abschmelzen des Eises im abklingenden Diluvium. STEBBINS hebt auch hervor, daß die Polyploiden im Konkurrenzkampf mit Diploiden in Gebieten mit alten Floren dagegen relativ benachteiligt sein können. Dieses stellt eine Parallele zu der oben festgestellten Zunahme der Diploiden in den Endstadien der Vegetationsentwicklung dar.

### *C. Polyploidie und Ausbreitungsfähigkeit (Möglichkeit der Arealausweitung).*

Im vorigen Kapitel wurde gezeigt, daß der Anteil der Polyploiden bei denjenigen Hemikryptophyten besonders hoch ist, die rasch unbewachsene Flächen besiedeln können. Der unterschiedlichen Geschwindigkeit, mit der sich Arten auf vegetationslosen Flächen einfinden können, entspricht auch eine verschiedene Ausbreitungsfähigkeit in längeren Zeiträumen. Im Laufe der Erdgeschichte können durch einschneidenden Wechsel der Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse Räume entstehen, in die Pflanzen einwandern können, die unter den neuen klimatischen Gegebenheiten zu gedeihen vermögen. Jedoch wandern aus benachbarten Florengebieten unter diesen Umständen auffälligerweise nicht alle Arten in diese Räume ein, bei denen man auf Grund ihrer Standortansprüche ein derartiges Ausbreitungsmöglichkeit annehmen könnte. Es gibt also neben Formen, die ihr Areal bei einem geeigneten Wechsel der Umweltfaktoren sehr stark ausweiten können, Arten, die hierzu nicht befähigt sind. Im Laufe der Erdgeschichte können sogar offensichtlich Formen ihre Fähigkeit, sich unter günstigen Bedingungen wieder auszubreiten, verlieren, wie das Beispiel einiger Holzarten zeigt, die in den ersten Interglazialzeiten noch nach Mitteleuropa vorstoßen konnten, heute jedoch nicht oder wenig weit über ihre eiszeitlichen Refugialräume hinaus verbreitet sind (z. B. *Pterocarya*, *Picea omorica*, hierüber z. B. auch MEUSEL 1943). Durch gründliche systematische, pflanzengeographische und zytologische Untersuchung einzelner Formenkreise hat sich nun ergeben, daß diese offensichtlich alten, nicht mehr ausbreitungsfähigen Reliktendemismen häufig diploid, die Arten, die ihr Areal nach der Eiszeit stark ausweiten konnten, polyploid sind (z. B. bei *Galium* EHRENDORFER 1949, bei *Crepis* BABCOCK und STEBBINS 1938).

Um nun zu untersuchen, ob sich diese Verhältnisse im Polyploidenanteil an einer Gesamtflora auswirken können, wurde in dieser Hinsicht die Pflanzenwelt des Gebietes in Mitteleuropa analysiert, die offenbar die meisten Reliktendemismen enthält und die am wenigsten durch den Einfluß der Eiszeit verändert wurde (Tabelle 10). Diese Flora ist oberhalb der Baum- und Zwergstrauchheidegrenze in den Hochgebirgen, insbesondere in den Hochalpen, zu finden.



Tabelle 10. *Polyploide (p) und Diploide (d) bei den Pflanzenarten, die in den deutschen und österreichischen Alpen über der Baum- und Zwergstrauchheidegrenze vorkommen.*

Gesamtareal	1.			2.			3.			4.		
	Auch in tiefen Lagen außerhalb der Hochgebirge und der Arktis verbreitet			In europäischen und asiatischen Hochgebirgen und der Arktis			Nur in mittel- und südeuropäischen Hochgebirgen			Nur in den Alpen. Meist engbegrenztes Areal in Teilen des Gebirges		
	p	d	p + d	p	d	p + d	p	d	p + d	p	d	p + d
Dicotyledoneae . . .	24	10	9	27	26	3	39	42	8	15	22	—
Monocotyledoneae . .	17	2	5	12	5	—	7	8	2	1	—	—
Gesamt . . . . .	41	12	14	39	31	3	46	50	10	16	22	—
Anteil innerhalb jeder Arealtypengruppe in Prozenten . . . . .	61,3	17,9	20,8	53,4	42,5	4,1	43,3	47,2	9,4	42,1	57,9	—

Die hier mitgeteilten Zahlen der Analyse sind nur als vorläufig aufzufassen, da von verhältnismäßig vielen Pflanzen mit engbegrenztem Areal die Chromosomenzahlen noch nicht bekannt sind.

Die Arten des Gebietes wurden nach dem Umfang ihres Areales in 4 Gruppen aufgeteilt. Die 1. Gruppe umfaßt Arten, die außer in den höchsten Gebirgslagen, den klimatisch entsprechenden Gebieten Nordeuropas und der Arktis und den unmittelbar angrenzenden Gegenden auch in anderen Wuchszonen verbreitet sind. Die 2. Gruppe ist in ihrer Verbreitung auf europäische und asiatische Hochgebirge und entsprechende Lagen der Arktis beschränkt. Die 3. Gruppe erscheint nur in den mittel- und südeuropäischen Hochgebirgen, die 4. dagegen ausschließlich in den Alpen. Je enger begrenzt das Areal einer Gruppe ist, um so höher ist der Anteil an alten Reliktendemismen, bzw. Formen, deren früher wahrscheinlich größeres Areal durch Klimawechsel während des Diluviums und ungenügende Ausbreitungsfähigkeit immer mehr verkleinert und bei vielen Arten zerstückelt wurde.

Es zeigt sich sehr deutlich, daß die Anteile der Diploiden von Gruppe 1 nach 4 zu anwachsen, also um so größer sind, je größer die Zahl der alten, nur noch beschränkt ausbreitungsfähigen Arten und Reliktendemismen anzunehmen ist. Unter den Polyploiden mit eng begrenztem Areal befinden sich darüber hinaus einige Neoendemismen mit teilweise apomiktischer Vermehrungsweise. Eine Klarstellung dieser Verhältnisse ist jedoch in vielen Fällen nur durch sehr ausgedehnte Einzeluntersuchungen möglich. Ihre Berücksichtigung würde das Hervortreten der Diploiden unter den Reliktendemismen alten, teilweise tertiären Typus noch viel deutlicher machen. Besonders gering ist der Anteil an Diploiden unter den Arten, die außer in den höchsten Lagen der Alpen noch außerhalb der Hochgebirge in tiefen Lagen vorkommen.

Auf die Erscheinung des Zunehmens von Arten mit eng begrenztem Areal in den Hochlagen der Alpen ist auch das relative Anwachsen des Anteiles der diploiden Hemikryptophyten aus der Familie der Gramineen gegenüber den Polyploiden zu erklären, das in Tabelle 4 in Erscheinung tritt.

Trotz des hohen Anteiles der Alpenflora an alten diploiden Formen ist der Gesamtanteil an Polyploiden in den mitteleuropäischen Hochgebirgen höher als in warmen, niedrigen Lagen, da Therophyten in diesem rauhen Klima nur

sehr schwach vertreten sind und auch die Phanerophyten stark zurücktreten, die an Polyploiden reichen Hemikryptophyten mit steigender Höhenlage dagegen meist zunehmende Bedeutung erlangen. Außerdem sind in den hohen Lagen Familien mit hohem Anteil von Polyploiden reichlich vertreten (Tabelle 4). Jedoch bewirkt der Reichtum an alten diploiden Formen, daß die Zunahme der Polyploiden beim Aufsteigen in mitteleuropäische Hochgebirge trotz entsprechender klimatischer Verhältnisse viel geringer ist als beim Übergang in nördliche Länder. Wenn man die Hemikryptophyten allein betrachtet, kann sogar ein gewisser Rückgang des Anteiles der Polyploiden in den höchsten Lagen beobachtet werden (Tabelle 2).

Reich an alten Endemismen sind auch die Donauländer und vor allem die Balkanhalbinsel. Unter diesen befinden sich viele Arten, die sich mit Leichtigkeit in Mitteleuropa in entsprechenden Klimlagen kultivieren lassen. Auf Grund ihrer Standortansprüche ist es oft nur schwer verständlich, warum sie sich nach der Eiszeit nicht weiter ausgebreitet haben. Die Chromosomenzahlen sind leider erst bei einem Teil dieser Endemismen festgestellt worden. Soweit diese bekannt sind, ist in Tabelle 11 der Anteil der Polyploiden für die Hemikryptophyten angegeben.

Tabelle 11. *Polyploide und Diploide bei Endemismen der Donauländer (Hemikryptophyten).*

	Anzahl der Polyploiden	Anzahl der Diploiden	$\bar{a} + p$	Polyploide %
Endemismen, die in Felsfluren und steppen- artigen Pflanzengesellschaften leben. .	8	18	—	30,8
Endemismen der Wälder . . . . .	7	10	—	41,2
Hemikryptophyten der Flora von Darm- stadt . . . . .				52,4
Hemikryptophyten Lauterbach (Oberhessen)				53,0

Zum Vergleich ist außerdem der Anteil der Polyploiden bei den Hemikryptophyten an der Gesamtflora zweier mitteleuropäischer Gebiete angegeben. Leider liegen aus den Donauländern noch keine die Lebensformen berücksichtigenden Analysen des Anteiles der Polyploiden vor. Jedoch ergibt sich aus den Zusammenstellungen von LÖVE (1949), daß dort der Anteil der Polyploiden an der Gesamtflora nur wenig niedriger ist als im westlichen und nördlichen Mitteleuropa (z. B. Zentral-Ungarn 47,1%, Schleswig-Holstein 50,2%). Daher erscheint ein Vergleich von Polyploidenanteilen aus niedrigeren Lagen Deutschlands mit solchen aus den Donauländern zunächst möglich zu sein. Hierbei zeigt sich, daß der Anteil der Polyploiden wiederum bei den Endemismen erheblich niedriger ist als bei der Gesamtzahl der Hemikryptophyten mitteleuropäischer Floren. Auch hier war im Rahmen dieser Untersuchung eine Berücksichtigung eventueller progressiver Endemismen aus den oben genannten Gründen nicht möglich. Eine derartige Berücksichtigung hätte sicherlich ebenfalls den besonders hohen Anteil der Diploiden bei den Reliktendemismen noch mehr verdeutlicht.

Die vorwiegend diploiden alten Reliktendemismen vermögen sich innerhalb ihres eng begrenzten Areales sehr gut gegen die Konkurrenz der Arten, die befähigt sind, bei gegebener Gelegenheit ihr Areal auszuweiten, durchzusetzen.



*Picea omorica* tritt z. B. in ihrem kleinen jugoslawischen Reliktareal in Waldgesellschaften auf, in denen sie die absolut vorherrschende Art darstellt (TREGUBOV 1941).

Der Endemismenreichtum Südosteuropas und des Mittelmeergebietes, deren Floren weniger durch die Eiszeit beeinflusst wurden als diejenigen nördlicherer Länder, trägt ebenfalls dazu bei, daß hier der Anteil der Diploiden höher ist als weiter im Norden.

### *Zusammenfassung.*

Der Anteil der Polyploiden an der Gesamtflora von verschiedenen Gebieten ist im allgemeinen um so größer, je kälter das Klima und je kürzer somit die jährlich zum Pflanzenwachstum zur Verfügung stehende Zeit ist. Die Gründe für diese Erscheinung sind zunächst darin zu suchen, daß der Anteil der Polyploiden bei der Lebensformengruppe der Hemikryptophyten (hierzu gehören die meisten mehrjährigen Kräuter) besonders hoch, bei den Phanerophyten (Sträucher, Bäume usw.) kleiner, noch geringer bei den Therophyten (Einjährige) ist. Bereits MÜNTZING (1936), STEBBINS (1938) und GUSTAFSSON (1948b) hoben den hohen Anteil der Polyploiden bei den mehrjährigen Pflanzen hervor.

Hemikryptophyten spielen jedoch eine um so größere Rolle in der Vegetation, je weiter man in kalte Gebiete kommt (bis zur Grenze der Möglichkeit geschlossener Rasenbildung), während umgekehrt Phanerophyten und Therophyten im allgemeinen in Mitteleuropa um so artenreicher vertreten sind, je wärmer ein Gebiet ist. Eine Zunahme der Polyploiden unter den Hemikryptophyten in kalten Gebieten, kann dadurch entstehen, daß bestimmte an Polyploiden reiche Familien z. B. *Cyperaceen* und *Gramineen* in kalten Gebieten relativ reichlich auftreten, während vorwiegend diploide Hemikryptophyten umfassende systematische Einheiten, z. B. die *Umbelliferen*, dort stark zurücktreten.

Überlegungen über die Gründe des unterschiedlichen Anteiles der Polyploiden bei den verschiedenen Lebensformen führen zu der Annahme, daß bei den Therophyten, die ihre Fruchtreife innerhalb kurzer Zeit abgeschlossen haben müssen, eine Verlangsamung der Wachstumsgeschwindigkeit, wie sie bei den Polyploiden von verschiedenen Autoren übereinstimmend beobachtet wurde, meist einen ausgesprochen negativen Selektionswert haben würde. Bei den mehrjährigen Hemikryptophyten dagegen können alle die Lebens- und Ausbreitungsfähigkeit einer Art fördernden Eigenschaften der Polyploiden voll zur Auswirkung kommen.

Im Verlaufe der Sukzessionen überwiegen in niedrigen Lagen Mitteleuropas im allgemeinen anfänglich die Diploiden, um in zunehmendem Maße von Polyploiden verdrängt zu werden. In den Endstadien der Vegetationsentwicklung spielen jedoch diploide Arten wieder eine stärkere Rolle. Diese einen Durchschnitt repräsentierenden Verhältnisse basieren hauptsächlich darauf, daß in den Initialstadien die an Diploiden besonders reichen Therophyten dominieren, während in den Folgegesellschaften (Zwischenstadien) Hemikryptophyten eine große Rolle spielen. In den Endstadien tragen die hier besonders verbreiteten Phanerophyten zu einer Senkung des Anteiles der Polyploiden bei.

Vergleicht man jedoch innerhalb der Hemikryptophyten gleicher Familien den Anteil der Polyploiden bei den für die einzelnen Sukzessionsstadien besonders

charakteristischen Artengruppen, so ergibt sich, daß hier in allen untersuchten Fällen die Polyploiden unter den Erstbesiedlern ganz entschieden überwiegen, ihr Anteil jedoch in den Zwischen- und Endstadien abnimmt. Eine besondere Fähigkeit der polyploiden Hemikryptophyten, sich auf unbewachsenen Flächen auszubreiten, scheint also daraus hervorzugehen. Jedoch vermögen sie in den meisten Fällen nicht, den einmal besiedelten Wuchsort zu behaupten, sondern machen später einer Vegetation aus vorwiegend diploiden Arten Platz.

Bei einer Analyse der Flora der Alpen über der Baum- und Zwergstrauchheidegrenze zeigt sich, daß der Anteil der Diploiden um so größer ist, je enger begrenzt die Gesamtverbreitung der Artengruppen ist. Auch unter den Endemismen der Donauländer ist der Anteil an Diploiden größer als beim Durchschnitt der Flora. Es zeigt sich also, daß bei den alten Reliktendemismen Mitteleuropas und der Donauländer, die keine große Ausbreitungsfähigkeit besitzen oder diese verloren haben, der Anteil an Diploiden besonders hoch ist. Diese Erscheinung kann dazu führen, daß in bestimmten Gebirgslagen, die besonders reich an derartigen Endemismen sind, der Anteil an Diploiden innerhalb einer Lebensform (z. B. Hemikryptophyten) höher ist als in tieferen, wärmeren Gegenden. Diese Verhältnisse werden vermutlich noch deutlicher in Erscheinung treten, wenn die Chromosomenzahlen von einer größeren Anzahl von Reliktendemismen untersucht worden ist. Denn gerade von diesen selteneren, teilweise nur schwer kultivierbaren Arten liegen vielfach noch keine derartigen Untersuchungen vor.

Es ist mir ein Bedürfnis, Herrn Prof. Dr. STRAUB, mit dem ich die in dieser Schrift behandelten Probleme in zahlreichen Diskussionen besprach, für sein Interesse an den Untersuchungen, Anregungen und Literaturhinweise zu danken.

### Literatur.

- BABCOCK, E. B., and G. L. STEBBINS: The american species of *Crepis*, their relationships and distribution as effected by polyploidy and apomixis. Carnegie Instn. Wash. Publ. 504 (1938). — BOWDEN, W. M.: Diploidy, polyploidy and winterhardiness relationships in the flowering plants. Amer. J. Bot. 27, 357 (1940). — BRAUN-BLANQUET, J.: L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Zürich u. Paris 1923. — CHEN, S. L., and P. S. TANG: Studies on colchicine-induced autotetraploid barley. Amer. J. Bot. 32, 177 (1945). — CHRISTIANSEN, W.: Polyploidie-Spektren. Biol. Zbl. 68, 369 (1949). — EHRENDORFER, F.: Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. Österr. bot. Z. 96, 109 (1949). — ERLANDSSON, S.: Cytologisk-växtgeografiska rasstudier i Nordens *Parnassia palustris*-population. Acta Horti Bergiani 13, 117 (1942). — FAGERLIND, F.: Der Zusammenhang zwischen Perennität, Apomixis und Polyploidie. Hereditas (Lund) 30, 179 (1944). — GUSTAFSSON, A.: Apomixis in higher plants. III. Biotype and species formation. Lunds Univ. Årsskr. 44, (1948a). — Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. Hereditas (Lund) 34, 1 (1948b). — GYÖRFFY, B.: Untersuchungen über den osmotischen Wert polyploider Pflanzen. Planta (Berl.) 32, 15 (1941). — HAGERUP, O.: Über Polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie. Hereditas (Lund) 16, 19 (1932). — HERMANN, G.: Über das Verhalten von polyploiden Arten höherer Pflanzen bei der Besiedlung von Brachland. Planta (Berl.) 35, 177 (1947). — KNAPP, G. u. R.: Über Goldhaferwiesen (*Trisetetum flavescentis*) im nördlichen Voralberg und im Oberallgäu. Landwirtsch. Jb. Bayern 29, 239 (1952). — KNAPP, R.: Vegetationsaufnahmen von Wäldern der Alpen-Ostrand-Gebiete. Halle 1944a. — Vegetationsaufnahmen von Wäldern des Mitteldeutschen Trockengebietes. Halle 1944b. — Über Pflanzengesellschaften der Wiesen und Weiden im Odenwald. Erbach 1946a. — Die Wiesen- und Weidegesellschaften der Umgebung von Halle (Saale) und ihre landwirtschaftliche Bedeutung. Heidelberg 1946b. — Über Wiesen der nordöstlichen Oberrhein-Ebene und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Heidelberg 1946c. — Über Pflanzengesellschaften der Wiesen im Vogelsberge. Lauterb. Sammlg. 6, 1 u. Beih. 6 (1951). — LESLEY, M. M. and



J. W.: The mode of origin and chromosome behaviour in pollen mother cells of a tetraploid seedling tomato. *J. Genet.* **22**, 419 (1930). — LÖVE, A. u. D.: The significance of differences in the distribution and polyploids. *Hereditas* (Lund) **29**, 145 (1943). — Chromosome numbers of northern plant species. Reykjavik 1948. — The geobotanical significance of polyploidy. I. Polyploidy and latitude. Portugal. *Acta Biol. Ser. A R. B. Goldschmidt-Bd.* **1949**, 273. — MANTON, I.: The problem of *Biscutella laevigata* L. *Z. Vererbungslehre* **67**, 41 (1934). — The cytological history of water-cress. *Z. Vererbungslehre* **69**, 132 (1935). — MELCHERS, G.: Die Ursachen für die bessere Anpassungsfähigkeit der Polyploiden. *Z. Naturforsch.* **1**, 160 (1946). — MEUSEL, H.: Vergleichende Arealkunde. Berlin 1943. — MÖLLER, I.: Die Entwicklung der Pflanzengesellschaften auf den Trümmern und Auffüllplätzen. Diss. Kiel 1949. — MÜNTZING, A.: Über Chromosomenvermehrung in *Galeopsis*-Kreuzungen und ihre phylogenetische Bedeutung. *Hereditas* (Lund) **14**, 153 (1930). — The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas* (Lund) **21**, 263 (1936). — NILSSON, N. H.: Über das Entstehen eines ganz *cinerea*-ähnlichen Typus aus dem Bastarde *Salix viminalis* x *caprea*. *Hereditas* (Lund) **15**, 309 (1931). — NYGREN, A.: Studies on vivipary in the genus *Deschampsia*. *Hereditas* (Lund) **35**, 27 (1949). — PIRSCHLE, K.: Quantitative Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ autopolyploider Pflanzen. *Z. Vererbungslehre* **80**, 126 (1942a). — Weitere Untersuchungen über Wachstum und „Ertrag“ von Autopolyploiden und ihren Bastarden. *Z. Vererbungslehre* **80**, 247 (1942b). — RANDOLPH, C.: An evaluation of induced polyploidy as a method of breeding crop plants. *Amer. Naturalist* **75**, 347 (1941). — RAUNKIAER, C.: Types biologiques pour la géographie botanique. *Bull. Acad. r. Soc. Danmark* **1905**. — The life forms and statistical plant geography. Oxford 1934. — ROHWEDER, H.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Anpassung der Angiospermen an die Kalkgebiete Schleswig-Holsteins. *Beih. bot. Cbl., Abt. A* **54**, 507 (1936). — Versuch zur Erfassung der mengenmäßigen Bedeckung des Darss und Zingst mit polyploiden Pflanzen. *Planta* (Berl.) **27**, 501 (1937). — SCHLÖSSER, L. A.: Frosthärte und Polyploidie. *Züchter* **8**, 75 (1936). — SCHRÖCK, O.: Untersuchungen an diploiden und tetraploiden Klonen von Luzerne, Gelbklees und Steinklee. *Z. Pflanzenzüchtg* **26**, 214 (1944). — SCHWANITZ, F.: Polyploidie und Pflanzenzüchtung. *Naturwiss.* **28**, 353 (1940). — SINNOTT, E. W., and A. H. FRANKLIN: A developmental analysis of the fruit in tetraploid as compared with diploid races of cucurbits. *Amer. J. Bot.* **30**, 87 (1943). — Soó, R. v.: Chromosome-number-analysis of the carpato-pannonian flora with remarks concerning the ecological significance of polyploidy. *Acta Geob. Hung.* **6**, 104 (1947). — Soó, R. v., u. S. JÁVORKA: A Magyar növényvilág kékikönyve. Budapest 1951. — STEBBINS, G. L.: Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *Amer. J. Bot.* **25**, 189 (1938). — Variation and evolution in plants. New York 1950. — STRAUB, J.: Quantitative und qualitative Verschiedenheiten innerhalb von polyploiden Pflanzenreihen. *Biol. Zbl.* **60**, 659 (1940). — TISCHLER, G.: Die Bedeutung der Polyploidie für die Verbreitung der Angiospermen. *Bot. Jb.* **67**, 1 (1935). — Die Halligenflora der Nordsee im Lichte cytologischer Forschung. *Cytologia* (Fuji-Bd.) **1937**, 162. — Über die Siedlungsfähigkeit der Polyploiden. *Z. Naturforsch.* **1**, 157 (1946). — Die Chromosomenzahlen der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. *Genetica* ('s-Gravenhage) **1950**. — TREGUBOV, S.: Le *Piceetum omoricæ*. *Stat. Int. Géob. Méd. et Alp. Comm.* **77**, 14 (1941). — WETTSTEIN, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem. II. Zur Frage der Polyploidie als Artbildungsfaktor. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **58**, 374 (1940). — WULFF, H. D.: Karyologische Studien an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. *Jb. wiss. Bot.* **84**, 812 (1937).

Dr. RÜDIGER KNAPP, Botanisches Institut der Universität Köln.

Botanisches Institut der Universität München.

## GENETISCHE UND ZYTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN VERSCHIEDENEN SIPPEN VON *OENOTHERA SUAVEOLENS*\*.

Von

WILFRIED STUBBE.

Mit 7 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Dezember 1952.)

### Einleitung.

Die Art *Oenothera suaveolens* Desf. war bis vor etwa 15 Jahren nur aus Westeuropa bekannt<sup>1</sup>. HUGO DE VRIES nahm *Oe. suaveolens* 1914 in Kultur. Sein Material stammt aus Fontainebleau bei Paris, wo es von L. BLARINGHEM gesammelt worden war.

Erst in den letzten Jahren fand man die Art auch in Deutschland, Italien und Ungarn (vgl. RENNER 1938 c, S. 99; 1950, S. 132). Früher war *Oe. suaveolens* vielfach nicht von *Oe. biennis* unterschieden worden und deshalb unerkannt geblieben. Die Sippe Friedrichshagen sammelte Prof. RENNER am 8. September 1937 am Bahnhof Friedrichshagen-Hirschgarten, östlich von Berlin. Dr. A. POLGÁR sammelte 2 ungarische Sippen am Ufer der Raab bei Győr und am Theißufer bei Szeged. Eine dritte ungarische Sippe wurde von Dr. E. PREUSS bei Fünfkirchen gesammelt. Das Samenmaterial einer besonders stattlichen *Oe. suaveolens*, welches Dr. H. ZEIDLER aus Italien schickte, stammt von Pflanzen aus den Dünen von Grado am Adriatischen Meer (45° 41' n. Br.).

Vielfach zeigten sich schon bei der Absaat aus Wildsamen, in anderen Fällen bei der Aufzucht der Nachkommen aus Selbstbestäubung einige Besonderheiten der verschiedenen Sippen, wie aus den Protokollauszügen von Prof. RENNER zu ersehen ist (vgl. die Belege dieser Arbeit und RENNER 1950, S. 132): Die Sippe Friedrichshagen hat mit den ungarischen Rassen die Abspaltung<sup>2</sup> homozygotischer *Oe. lutescens* = *flavens* · *flavens* gemein. *Oe. suaveolens* Fünfkirchen spaltet überdies noch regelmäßig *xanthodermis*-Varianten mit olivgrünem Laub ab (Beschreibung s. S. 190). Eine *xanthodermis*-Variante befand sich auch unter der Absaat von Grado, desgleichen eine *sulfurea*-blütige Variante. Prof. RENNER fand eine ebensolche bei der Sippe Friedrichshagen bereits am Fundort (RENNER 1941/42, S. 203). Bei der Sippe Fünfkirchen trat 1949 eine *sulfurea*-Variante in der Nachkommenschaft der *xanthodermis*-Form auf.

Auf Grund ihres Erscheinungsbildes und des Verhaltens bei Selbstbestäubung waren die neu gesammelten Sippen von Prof. RENNER bereits zweifelsfrei der Art *Oe. suaveolens* zugeordnet worden. Die zytologische Untersuchung der Sippen einschließlich ihrer Varianten stand noch aus und sollte Hauptgegenstand dieser Arbeit sein. Außerdem war die Erfassung genischer Unterschiede wünschenswert. — Von *Oe. biennis* weiß man, daß sie in ganz Europa die gleiche Chromosomenformel besitzt und in der Diakinese 2 Ringe bildet (RENNER 1950, S. 130). Diese Konstanz war für *Oe. suaveolens* nicht zu erwarten, da für *Oe. lutescens* aus Friedrichshagen × Standard statt 7 Paaren bereits ein 6er-Ring und 4 Paare gefunden worden waren.

Von den oben genannten Sippen mit ihren verschiedenen Varianten gingen leider einige Stämme während des Krieges verloren. Für die vorliegende Arbeit, die 1949 begonnen wurde,

\* In ausführlicherer Form und mit zahlreichen Abbildungen als Dissertation bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität München eingereicht.

<sup>1</sup> Zusammenfassende Angaben über Nomenklatur und Herkunft finden sich bei LEHMANN (1922, S. 44—46).

<sup>2</sup> Es muß als bekannt vorausgesetzt werden, daß *Oe. suaveolens* ebenso wie *Oe. biennis* eine komplexheterozygote Bastardart ist.



standen noch folgende Formen zur Verfügung: 1. *Oe. suaveolens* Standard von Fontainebleau als Vergleichsgrundlage, 2. *Oe. suaveolens sulfurea* von Friedrichshagen (die gelbblütige Form ist verlorengegangen), 3. der Bastard aus *Oe. suaveolens* von Szeged  $\times$  *Oe. s-suaveolens* von Friedrichshagen (= *albicans* Szeged  $\cdot$  *s-flavens* Friedrichshagen), 4. *Oe. suaveolens* von Fünfkirchen, Normalform, 5. *Oe. suaveolens xanthodermis* von Fünfkirchen, 6. *Oe. suaveolens xanthodermis sulfurea* von Fünfkirchen, 7. *Oe. suaveolens* von Grado, Normalform, 8. *Oe. suaveolens sulfurea* von Grado, 9. *Oe. suaveolens xanthodermis* von Grado.

Die oben genannten Formen wurden mit verschiedenen gut analysierten Arten gekreuzt. Zur zytologischen Untersuchung wurden die Pollenmutterzellen der Bastarde wie üblich mit Alkohol-Eisessig fixiert und zur Feststellung der Diakinesekonfiguration mit Karmin-Essigsäure gefärbt. In besonderen Fällen wurden auch Fruchtknoten und Samenanlagen entweder nach NAWASCHIN oder nach GILSON fixiert und als Paraffinschnitte mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt.

Die daneben durchgeführte genetische Untersuchung blieb in den meisten Fällen auf die Komplexanalyse (Untersuchung der  $F_1$ ) beschränkt und soll wegen des damit verbundenen Zeit- und Platzaufwandes nur in lohnenswerten Fällen bis zur Lokalisation einzelner Faktoren weitergeführt werden. Besonderes Augenmerk wurde auch auf die außer-genomischen Erblelemente gerichtet. Alle Pflanzen entstammen dem Versuchsmaterial von Herrn Prof. RENNER und wurden im Versuchsfeld des Botanischen Gartens zu München gezogen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. RENNER, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit, für die Überlassung des Materials sowie für die beständige Anteilnahme und Unterstützung, die er mir während der Arbeit zuteil werden ließ, zu tiefstem Dank verpflichtet.

## 1. Die Unterscheidungsmerkmale der Sippen.

Die wesentlichen Kennzeichen der *Oe. suaveolens* sind an Hand der Sippe Standard wiederholt beschrieben und abgebildet worden (BLARINGHEM 1914, S. 48; RENNER 1917, S. 161—163; OEHLKERS 1923, S. 218). Auch die neu aufgefundenen Sippen besitzen eine zwar lockere, aber bei 2jähriger Kultur doch deutlich auf den Kurztag reagierende Blattrosette. Der aufrechte Hauptsproß und die Seitensprosse sind von unten an reich verzweigt und rufen besonders wegen der kräftigen Ausbildung der grundständigen Seitensprosse den buschigen Wuchs hervor. Die Blätter sind rein grün und ziemlich breit; die breiteste Stelle liegt im unteren Drittel der Spreite. Der Blattrand ist manchmal leicht gezähnt.

Anthocyan findet sich in 1—3 mm großen Flecken in der Oberseitenepidermis der Rosettenblätter, in der Jugend auch an den kleinen Zähnen des Blattrandes rings um die Hydathoden, ferner im Herbst in der Stengelepidermis. Die Nerven sind farblos.

Die Blüte steht in der Größe zwischen der von *Oe. Lamareckiana* und der von *Oe. biennis*. Die ziemlich dünnen Kelchblätter haben schlanke, spitze Zipfel. Der Griffel ist kurz, d. h. die Antheren bedecken die Narbe und sorgen für Selbstbestäubung bereits in der Knospe. Die Frucht wird 35—45 mm lang und ist ziemlich schlank. Der Pollen besteht zu mehr als der Hälfte aus inaktiven Körnern.

Die Normalformen der Sippen stimmen in diesen wesentlichen Merkmalen völlig überein. Kultiviert man die Rassen unter gleichen Bedingungen, so werden daneben einige zum Teil geringe morphologische Unterschiede sichtbar, die es dem Züchter ermöglichen, sie auseinanderzuhalten. In erster Linie sind Wüchsigkeit, Größe und — wohl davon abhängig — die Blühdauer gute Unterscheidungsmerkmale der Sippen. Die Sippe Grado besitzt eine etwas dichtere Behaarung als die übrigen Sippen.

In Tabelle 1, die über Größe und Blühdauer Auskunft gibt, sind auch die Varianten der Sippen mitaufgeführt, die unten ausführlicher besprochen werden. Die Vitalität wird durch Homozygotie im *xanthodermis*- bzw. *sulfurea*-Faktor herabgesetzt. Zwischen Größe und Blühdauer besteht ein offensichtlicher Zusammenhang.

Zusammenfassend stellen wir auf Grund der abnehmenden Vitalität folgende Reihe auf: Sippe Grado, Sippe Friedrichshagen, Sippe Standard, Sippe Fünfkirchen.

Die Unterscheidung der Sippen wird wesentlich erleichtert, wenn man das Verhalten bei Selbstbestäubung mitberücksichtigt. Das Verständnis für die Aufspaltung in 2 oder mehrere verschiedene Typen wird durch die Kenntnis der Diakinesekonfiguration bzw. der Chromosomenformel vermittelt. Deshalb sei die Zytologie vorangestellt.

Tabelle 1.

Sippe	Typus	Größe 1950 erreichte Höhe cm	Zustand bei Frosteintritt im Oktober	Größe 1951 erreichte Höhe		Zustand (Vitalität)
				1jährig cm	2jährig cm	
Standard . . .	Normalform	135	fast abgeblüht	125	135	1jährig: am 5. Septem abgeblüht. 2jährig: nach Unterbr chung am 6. Oktober wi der blühend
Grado . . . .	Normalform	185	kräftig blühend	—	—	
Grado . . . .	<i>xanthodermis</i> - Variante	175	mäßig blühend	175	200	am 6. Oktober beide no blühend
Grado . . . .	<i>sulfurea</i> - Variante	170	kräftig blühend	170	195	am 6. Oktober nach kurz Unterbrechung wieder blühend
Friedrichshagen	<i>sulfurea</i> - Variante	150	kräftig blühend	138	—	am 10. September abgeblü
Fünfkirchen . .	Normalform	125	abgeblüht	128	—	am 4. September abgeblü
Fünfkirchen . .	8·9 <sub>fla</sub> 8·9 <sub>fla</sub> - Variante	—		135	—	am 4. September abgeblü
Fünfkirchen . .	<i>xanthodermis</i> - Variante	113	abgeblüht und abgestorben	100	123	am 28. August beide abg blüht
Fünfkirchen . .	<i>xanthodermis</i> <i>sulfurea</i> - Variante	100	abgeblüht und abgestorben seit 1. September	100	117	am 28. August beide abg blüht

## 2. Zytologie und Chromosomenformeln.

*Oe. suaveolens* Standard bildet in der Diakinese einen 12er-Ring und ein Paar und hat nach CATCHESIDE<sup>1</sup> die Formel

$$\begin{array}{l} \textit{albicans} \left\langle \begin{array}{c} 1 \cdot 4 \\ 1 \cdot 4 \end{array} \right\rangle \left\langle \begin{array}{c} 3 \cdot 6 \quad 5 \cdot 7 \quad 8 \cdot 9 \quad 10 \cdot 12 \quad 11 \cdot 13 \quad 14 \cdot 2 \\ 2 \cdot 3 \quad 6 \cdot 5 \quad 7 \cdot 8 \quad 9 \cdot 10 \quad 12 \cdot 11 \quad 13 \cdot 14 \end{array} \right\rangle \\ \textit{flavens} \end{array}$$

Für die neuen Sippen wurden folgende Diakinesekonfigurationen festgestellt:

<i>Oe. s-suaveolens</i> Friedrichshagen	2,12.
<i>Oe. suaveolens</i> Győr	2,12 R.
<i>Oe. suaveolens</i> Szeged	2,12 R.
<i>Oe. suaveolens</i> Fünfkirchen	2,2,10.
<i>Oe. xa-suaveolens</i> Fünfkirchen	2,2,10. R.
<i>Oe. suaveolens</i> Grado	14.
<i>Oe. xa-suaveolens</i> Grado	14.
<i>Oe. s-suaveolens</i> Grado	14.

Die drei mit R bezeichneten Konfigurationen wurden von Herrn Prof. RENNER schon früher ermittelt.

Der Bastard *albicans* Szeged · *s-flavens* Friedrichshagen hat die Konfiguration 2, 12; mit *flectens* (von *Oe. atrovirens*) hat *albicans* Szeged 4 Paare und einen 6er-Ring. Alle anderen untersuchten Bindungen werden zur besseren Übersicht in den beiden folgenden Tabellen 2 und 3 wiedergegeben.

Die zytologische Untersuchung ergab, daß die Varianten *xa-suaveolens* Grado, *suaveolens sulfurea* Grado sowie *xa-suaveolens* Fünfkirchen und *xa-suaveolens sulfurea* Fünfkirchen in allen Verbindungen mit anderen Komplexen die gleiche Diakinesekonfiguration wie die Normalform der Sippe zeigen.

<sup>1</sup> In den Formeln von CLELAND sind die Chromosomenenden 11 und 12 miteinander vertauscht, so wie sie von RENNER vor CATCHESIDE bezeichnet worden waren.



Variante und Normalform stimmen also in den Chromosomenformeln überein und werden deshalb in Tabelle 2 und 3 nicht besonders aufgeführt.

Die *albicans*-Komplexe der Sippen Fünfkirchen und Friedrichshagen verhalten sich in allen bisher geprüften Fällen zytologisch wie *albicans* Standard. Vor allem die Verbindungen mit *flectens*, *curvans*, *rubens* und *gaudens* machen es wegen ihres Übereinstimmens mit der Standardverbindung wahrscheinlich, daß für sie die gleiche Chromosomenformel gilt.

Für *albicans* Grado ist zu erwarten, daß die Komplexformel mit der von *albicans* Standard nur in 3 Endenkombinationen übereinstimmt. Die endgültige Formel steht noch nicht fest und wird später mitgeteilt.

Tabelle 2.

	<i>albicans</i> Standard (zum Vergleich)	<i>albicans</i> Friedrichshagen	<i>albicans</i> Fünfkirchen	<i>albicans</i> Grado
<i>flavens</i> Standard . . . .	2, 12	2, 12		6, 8
<i>flavens</i> Grado . . . .	—			14
<i>flavens</i> Fünfkirchen . . .	—		2, 2, 10	14
<i>s-flavens</i> Friedrichshagen.	—	2, 12		14
<i>flectens</i> . . . . .	4 × 2, 6	4 × 2, 6	4 × 2, 6	2, 6, 6
<i>curvans</i> . . . . .	2, 2, 4, 6	2, 2, 4, 6	2, 2, 4, 6	2, 12
<i><sup>h</sup>Hookeri</i> . . . . .	14	14	14	14
<i>velans</i> . . . . .	14			14
<i><sup>h</sup>blandina</i> . . . . .	14	14		2, 12
<i><sup>h</sup>deserens</i> . . . . .	6, 8			2, 12
<i>gaudens</i> . . . . .	6, 8			2, 12
<i>rubens</i> . . . . .	6, 8	6, 8	6, 8	2, 12
<i>dilatans</i> ( <i><sup>h</sup>argillicola</i> ) . .		2, 2, 10		

Tabelle 3.

	<i>flavens</i> Standard (zum Vergleich)	<i>s-flavens</i> Friedrichshagen	<i>flavens</i> Fünfkirchen	<i>flavens</i> Grado
<i>flavens</i> Standard . . . .	—	4 × 2, 6 R	5 × 2, 4	5 × 2, 4
<i>flavens</i> Grado . . . .	—	5 × 2, 4	7 × 2	—
<i>flavens</i> Fünfkirchen . . .	—	5 × 2, 4	(14 × 1)	7 × 2
<i>s-flavens</i> Friedrichshagen.	—	7 × 2	5 × 2, 4	5 × 2, 4
<i>albicans</i> Standard . . . .	2, 12	2, 12		2, 2, 10
<i>albicans</i> Grado . . . .	6, 8	14	14	14
<i>flectens</i> . . . . .	2, 2, 4, 6	2, 2, 4, 6		
<i><sup>h</sup>Hookeri</i> . . . . .	5 × 2, 4	2, 2, 4, 6	2, 2, 2, 4, 4	2, 2, 2, 4, 4
<i>velans</i> . . . . .	2, 2, 2, 4, 4	2, 4, 8 R		
<i><sup>h</sup>blandina</i> . . . . .	2, 2, 4, 6	2, 2, 4, 6		2, 2, 2, 4, 4
<i><sup>h</sup>deserens</i> . . . . .	2, 2, 2, 4, 4	2, 4, 8	2, 2, 4, 6	2, 2, 4, 6
<i>gaudens</i> . . . . .	2, 12	2, 12		
<i>rubens</i> . . . . .	2, 12	2, 12	2, 12	2, 12
<i>dilatans</i> ( <i><sup>h</sup>argillicola</i> ) . .		5 × 2, 4		
<i>percurvans</i> . . . . .		2, 12		
<i>subcurvans</i> Waldenburg .		6, 8		
<i>pingens</i> . . . . .		6, 8		

Die mit R bezeichneten Konfigurationen wurden von Herrn Prof. RENNER schon früher ermittelt.

*Flavens* Grado bildet mit *flavens* Standard neben 5 Paaren einen 4er-Ring, hat also gegenüber diesem eine Translokation. Gegenüber *<sup>h</sup>Hookeri* bestehen 2 Translokationen entsprechend zwei 4er-Ringen. Einen 4er-Ring mit *<sup>h</sup>Hookeri* bildet auch *flavens* Standard. Eine Translokation gegenüber *<sup>h</sup>Hookeri* muß also beiden *flavens*-Komplexen gemeinsam sein; das ist 1 · 4 3 · 2.

Mit *h*blandina hat *flavens* Grado ein Homologes mehr als *flavens* Standard, mit *h*deserens eins weniger. Die Homologen der Komplexe *h*blandina und *h*deserens bzw. deren Enden kommen als Enden der von *flavens* Standard abweichenden Chromosomen nicht in Betracht. Demnach bleiben für *flavens* Grado nur die Möglichkeiten  $7 \cdot 10 \cdot 8 \cdot 9$  und  $9 \cdot 14 \cdot 10 \cdot 13$ , welche obige Bedingungen erfüllen. Die Entscheidung wird durch die Verbindung mit *albicans* Standard gefällt. Nur die erste Möglichkeit genügt der Forderung von 2 Paaren neben einem 10er-Ring.

Somit lautet die Chromosomenformel für *flavens* Grado:

$$1 \cdot 4 \quad 3 \cdot 2 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 10 \quad 8 \cdot 9 \quad 11 \cdot 12 \quad 13 \cdot 14.$$

*Flavens* Fünfkirchen zeigt in den vorliegenden Verbindungen dieselben Diakinese-konfigurationen wie *flavens* Grado und bildet in Verbindung mit letzterem 7 Paare. Deshalb muß die Chromosomenformel die gleiche sein, also:

$$1 \cdot 4 \quad 3 \cdot 2 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 10 \quad 8 \cdot 9 \quad 11 \cdot 12 \quad 13 \cdot 14.$$

Für *s*-*flavens* Friedrichshagen wurde auf etwas umständlichere Weise die Formel

$$1 \cdot 4 \quad 3 \cdot 2 \quad 5 \cdot 6 \quad 7 \cdot 10 \quad 8 \cdot 11 \quad 9 \cdot 12 \quad 13 \cdot 14$$

abgeleitet, die allen festgestellten Bindungen gerecht wird.

### 3. Das Verhalten der Sippen bei Selbstbestäubung.

Als halbheterogame Komplexheterozygote ist *Oe. suaveolens* durch die Komplexformel *albicans* ♀ · *flavens* ♂ (RENNER 1917, S. 235) charakterisiert. Daher entstehen bei der Befruchtung neben *albicans* · *flavens*- auch *flavens* · *flavens*-Zygoten.

Bei der Sippe Standard werden die bei Selbstbestäubung zu erwartenden *flavens*-Homozygoten durch die tauben Samen repräsentiert, die herzförmige, unfertige Embryonen enthalten. Das Verhältnis von *albicans*- zu *flavens*-Embryosäcken ist jedoch sehr schwankend. Nach RENNER (1917, S. 114) liegt der Anteil keimhaltiger Samen zwischen 15% und 46%. In der eigenen Aufzucht der Sippe Standard betrug er 1950 16,3% (27 *suaveolens*-Keimlinge auf 129 taube Samen).

Die Sippe Grado verhält sich nicht viel anders. Wie aus Kreuzungen hervorgeht, überwiegen auch hier die *flavens*-Embryosäcke. Selbstbestäubung ergibt neben *suaveolens*-Nachkommen eine große Zahl tauber Samen. Keimhaltig waren 1950 30,6% (110 *suaveolens*-Keimlinge auf 250 taube Samen). Die Entwicklung der *flavens*-Homozygoten bleibt lediglich auf einer früheren Stufe stecken (s. weiter unten).

Im Gegensatz hierzu leben die *flavens*-Homozygoten der Sippen Szeged, Friedrichshagen und Fünfkirchen, wie bereits veröffentlicht (RENNER 1941/42, S. 202; 1950, S. 132). Sie finden sich in den Keimschalen neben den kräftig grünen *suaveolens*-Pflänzchen als oft später gekeimte, schwächliche Sämlinge mit bleichen Kotyledonen und entwickeln später hellgrünes, sehr lichtempfindliches Laub. Im Freiland erreicht diese homozygotische *Oe. lutescens* — die Bezeichnung stammt von DE VRIES — eine Höhe von 60—100 cm; sie blüht spät und kommt nur unter günstigen Bedingungen zum Fruchten. (Die *lutescens* aus der Sippe Fünfkirchen ist fast völlig steril, wie weiter unten beschrieben wird.)

Während die Sippe Friedrichshagen wiederum das gleiche Eizellenverhältnis (*albicans* : *flavens*) aufweist wie die Standardsippe, ist es bei der Sippe Fünfkirchen gerade umgekehrt. Sie bildet etwa 3mal so viel *albicans*- wie *flavens*-



Embryosäcke, wobei wiederum große Schwankungen die Regel sind. Eine weitere Besonderheit der Sippe Fünfkirchen ist die Spaltung im *xanthodermis*-Merkmal. Der Verdacht, daß ein ganzes Chromosom mit dem *xa*-Faktor zwischen den Komplexen ausgetauscht wird, lag nahe und konnte sowohl züchterisch als auch zytologisch bestätigt werden. Es handelt sich um das 8·9-Chromosom. Zur Unterscheidung der beiden verschiedenen 8·9-Chromosomen aus *albicans* und *flavens* bezeichnen wir sie mit den Anfangsbuchstaben ihres Stammkomplexes als Index. Die zu erwartenden und auch sämtlich gefundenen 6 Typen von Nachkommen aus Selbstbestäubung sind dann wie folgt charakterisiert:

- 8·9<sub>alb</sub> 8·9<sub>fla</sub>-*suaveolens*, die Normalform,
- 8·9<sub>fla</sub> 8·9<sub>fla</sub>-*suaveolens*, von voriger und folgender durch geringere Kurztagempfindlichkeit sowie andersartige Blattform und Verzweigung verschieden (s. Abb. 7),
- 8·9<sub>alb</sub> 8·9<sub>alb</sub>-*suaveolens*, mit olivgrünem Laub (*xanthodermis*),
- 8·9<sub>fla</sub> 8·9<sub>fla</sub>-*lutescens*, die typische Form mit blaßgrünem Laub,
- 8·9<sub>alb</sub> 8·9<sub>fla</sub>-*lutescens*, normalgrün,
- 8·9<sub>alb</sub> 8·9<sub>alb</sub>-*lutescens*, olivgrün (*xanthodermis*).

Von 6 Pflanzen der Normalform wurden die Nachkommenschaften aus Selbstbestäubung aufgezogen. Die Zusammensetzung zeigt die folgende Übersicht.

Tabelle 4.

Jahr und Nr.	<i>suaveolens</i>						<i>lutescens</i>						Tauben Samen
	8·9 <sub>alb</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>alb</sub>	8·9 <sub>alb</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>alb</sub>	8·9 <sub>fla</sub>	8·9 <sub>alb</sub>	8·9 <sub>alb</sub>	
1950:													
Nr. 1	33				13		3		6		2		1
„ 2	55		2		11		3		12		6		0
„ 3	31				6		0		6		1		38
„ 4	20				3		7		19		4		26
„ 5	17				4		5		8		4		72
„ 6	40				6		2		3		4		67
1951:													
Nr. 4	20		2		7		5		16		10		25
Summe	216		4		50		25		70		31		229

Die 8·9<sub>fla</sub> 8·9<sub>fla</sub>-*suaveolens*-Form konnte nur in 2 Fällen als Frühblüher gefaßt werden. Es ist aber wahrscheinlich, daß ein Teil mit zur Normalform gezählt wurde, weil die Unterschiede zwischen beiden bis dahin nicht bekannt waren und nur dem Geübten auffallen. Die Nachkommenschaft erwies sich als homozygotisch in 8·9<sub>fla</sub>.

Die große Zahl tauber Samen beruht wohl auf mangelnder Reife. Das Verhältnis von *suaveolens*- zu *lutescens*-Keimlingen beträgt summarisch 270 : 126, der Anteil der *suaveolens*-Keimlinge also 67,5% der entwicklungsfähigen Nachkommen.

#### 4. Die *flavens*-Homozygoten, *Oe. lutescens*<sup>1</sup>.

Daß die *flavens*-Homozygoten der *Oe. suaveolens* Standard als herzförmige oder kugelige Embryonen ihre Entwicklung vorzeitig einstellen und so noch im fertigen Samen zu finden sind, wurde bereits früher erkannt (RENNER 1916,

<sup>1</sup> Über den Gebrauch des Namens und über die früheren Studien an *Oe. lutescens* vgl. OEHLKERS 1923, S. 226 ff.

S. 864; 1917, S. 131ff.; HIORTH 1927, S. 217). Verantwortlich ist hierfür ein Letalfaktor, der mit *Sp* gekoppelt ist und im 5·6-Chromosom liegt (RENNER 1941/42, S. 211—213). Gelegentlich auftretende *lutescens*-Pflanzen in der Nachkommenschaft von *Oe. suaveolens* Standard müssen den Letalfaktor auf irgendeine Weise, z. B. durch Crossing-over, abgestoßen haben. Solche Individuen sind bereits von DE VRIES festgestellt worden, und zwar in einer Häufigkeit von 1,8%, während sie im Material von OEHLKERS etwa 6% ausmachten (OEHLKERS 1923, S. 227/28). Bei uns trat 1950 unter 27 Nachkommen von selbstbestäubter *Oe. suaveolens* Standard eine *lutescens* auf.

Die *flavens*-Homozygoten der Sippe Grado sind gleichfalls nicht lebensfähig und ergeben taube Samen. Dennoch unterscheiden sie sich von denen der Sippe Standard genisch und morphologisch. Daß die *flavens*-Komplexe der beiden Sippen nicht den gleichen Letalfaktor besitzen, wird dadurch deutlich, daß der *lutescens*-Bastard (*flavens* St. · *flavens* Grado) lebt. Die Lage des Faktors *let<sub>fla</sub> Gr.* konnte im 8·9-Chromosom ermittelt werden, denn der Komplex *flavens* Grado wird homozygotisch lebensfähig, wenn er das 8·9-Chromosom von *albicans* Standard übernimmt. Es kann dabei heterozygotisch oder homozygotisch vorhanden sein.

Die bei Selbstbestäubung der *suaveolens* Grado gebildeten *flavens* · *flavens*-Embryonen erreichen nicht das herzförmige Stadium wie die der Sippe Standard, sondern nur das kopfförmige Proembryostadium<sup>1</sup>. Auf dem Querschnitt zählen wir ohne den Suspensor etwa 30 Zellen, während wir für den Embryo der Sippe Standard, ebenfalls im Querschnitt, rund 180 Zellen feststellen.

Ganz anders verhalten sich die Sippen Friedrichshagen, Fünfkirchen und Szeged (Theiß<sup>2</sup>). Sie liefern regelmäßig echte *lutescens*, wie RENNER bereits mitgeteilt hat (1941/42, S. 202; 1950, S. 132). Es sind dünnstengelige, wenig verzweigte Zwerge mit gelbfleckigem Laub, die nur bei sorgfältiger Kultur zum Blühen kommen. Wild sind sie nie beobachtet worden. Bereits in den Keimshalen sind sie an den ausbleichenden Kotyledonen zu erkennen. Es bleicht vor allem der Teil aus, der bereits im Samen angelegt wurde. Später können weitere Teile des Keimlings davon betroffen werden.

Mikroskopisch erkennt man, daß dem Chlorophyllschwund eine Chloroplastendegeneration zugrunde liegt, die vom normalen Zustand des Chlorophyllkorns über ein stetiges Größerwerden der Grana bei gleichzeitigem Abnehmen ihrer Zahl zur Vakuolisierung und manchmal sogar zum Zerplatzen der Plastiden führt. Dabei sind die Chloroplasten natürlich nicht mehr teilungsfähig. Die Kotyledonen bleiben klein. Durch diesen Chlorophyllverlust in den Keimblättern kommen die Sämlinge nach Verbrauch der Reservestoffe in ein Kümmerstadium, in dem es einem großen Teil nicht mehr gelingt, die Primärblätter zu entwickeln. Sind diese aber erst gebildet, so erfolgt bald eine Erholung, denn die neu angelegten Blätter sind zuerst grün. Bei Verbindungen von *flavens* mit *gaudens* und *rubens* finden wir diese Erscheinung ebenfalls. Sie ist an die Gegenwart von *suaveolens*- bzw. *biennis*-Plastiden gebunden. Das zeigt z. B. die Verbindung *flavens* · *gaudens*, die als Keimling regelmäßig gescheckt ist, weil die Teile mit

<sup>1</sup> Terminologie nach SOUÈGES.

<sup>2</sup> Bei der Sippe Győr (Raab) kann über das Verhalten der *flavens*-Homozygoten nichts ausgesagt werden, weil das Material verloren ging.



*Lamarckiana*-Plastiden grün sind, während die Zonen mit *suaveolens*-Plastiden ausbleichen. Mit *syrticola*-Plastiden ausgestattet ist *Oe. lutescens* auch kräftig grün (RENNER 1924, S. 323).

Das Ausbleichen von der Spitze her, welches später an Laubblättern und Brakteen vor allem im Langtag und bei starker Besonnung auftritt, beruht ebenfalls auf Vakuolisierung der Chloroplasten. Sie tritt häufig erst bei einem gewissen Alter der Blätter ein und ist das eigentliche charakteristische Merkmal der *Oe. lutescens*.

Wie bereits erwähnt, spaltet die Sippe Fünfkirchen neben der bisher beschriebenen typischen *lutescens* noch 2 weitere *flavens*-Homozygoten ab, die das  $8 \cdot 9$ -Chromosom von *albicans* homozygotisch oder heterozygotisch übernommen haben. Da das  $8 \cdot 9$ -Chromosom von *albicans* in seinem Genbestand gegenüber dem von *flavens* stark verschieden ist, unterscheiden sich diese beiden veränderten *flavens* · *flavens*-Typen deutlich von der typischen *lutescens*. Dabei zeigt sich, daß — wie so oft — die Heterozygote die beiden Homozygoten an Vitalität übertrifft (vgl. auch RENNER 1942/43, S. 190).  $8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{fla}$ -*lutescens* ist nahezu normalgrün, sehr kräftig und groß, während die  $8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{alb}$ -*lutescens* zwar besser ergrünt und auch reicher verzweigt ist als die typische *lutescens*, aber doch nicht so groß wird wie die Heterozygote (vgl. Tabelle 5). Außerdem reagieren die Formen mit  $8 \cdot 9_{alb}$  auf den Kurztag.

Tabelle 5.

Sippe	Typus	Größte erreichte Höhe			Ausbleichen der Keimblätter
		1950 1jährig cm	1951 1jährig cm	1951 2jährig cm	
Friedrichshagen	<i>sulfurea-lutescens</i>	70	70—100	—	stark
Fünfkirchen . .	$8 \cdot 9_{fla} 8 \cdot 9_{fla}$ - <i>lutescens</i>	72	80	—	stark
Fünfkirchen . .	$8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{alb}$ <i>xa-lutescens</i>	115	70— 97	—	unterbleibt
Fünfkirchen . .	$8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{fla}$ - <i>lutescens</i>	130	105	150	schwach
Fünfkirchen . .	$8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{alb}$ <i>xa-sulf-lutescens</i>	—	75— 88	113	unterbleibt

Es ist auffällig, daß *Oe. lutescens* sehr spät zum Blühen kommt, obwohl sie zeitig schoßt. Während *Oe. suaveolens* 1951 am 10. Juli blühte, kamen von den verschiedenen *lutescens*-Typen der Sippe Fünfkirchen zuerst die  $8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{fla}$ - und die  $8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{alb}$ -Form am 25. Juli, dann die  $8 \cdot 9_{alb} 8 \cdot 9_{ab}$ -*sulfurea*-Form am 10. August und zuletzt die echte *lutescens* ( $8 \cdot 9_{fla} 8 \cdot 9_{fla}$ ) am 4. September zum Blühen. *Flavens* · *flavens*-Bastarde verhalten sich ähnlich. Es ist erklärlich, daß die stark chlorophylldefekte Form die letzte ist, aber auch die übrigen zeigen einen deutlich verspäteten Blühbeginn, der innere Ursachen haben muß.

Von *Oe. lutescens* Friedrichshagen lassen sich trotzdem unter günstigen Kulturbedingungen bei Selbstbestäubung regelmäßig keimfähige Samen gewinnen. 1951 waren von 115 ausgelegten Samen nur 11 taub. Im Gegensatz hierzu wurden von den verschiedenen Typen der *Oe. lutescens* Fünfkirchen, nachdem sie gebeutelt worden waren, keine Samen produziert. Die Früchte verwelkten frühzeitig. Bei Fremdbestäubung wurden jedoch einige Samen (etwa 2—10) ausgebildet. Die Untersuchung dieser hochgradigen Sterilität ergab, daß eine Störung bei der Bildung der Gonen vorliegt.

Mit Leichtigkeit läßt sich das an den Pollenmutterzellen (PMZ) beobachten. Hier sind während der Diakinese die Chromosomen wie bei einer normalen Meiose verkürzt, jedoch nicht gepaart. Die Längsteilung erfolgt bereits in der Metaphase I. Dann werden die 28 Chromosomen wahllos auf mehrere Kerne aufgeteilt, wobei nach Wandbildung Dyaden bis Hexaden entstehen, die dann degenerieren.

Da es aus verschiedenen Gründen, z. B. wegen des dazwischenliegenden Zeitabschnittes und der dabei möglichen Veränderung des physiologischen Zustandes



Abb. 1.



Abb. 2.

Abb. 1. Embryosackentwicklung bei *Oe. lutescens* Fünfkirchen. Embryosackmutterzelle, Diakinese bzw. frühe Metaphase I.

Abb. 2. Embryosackmutterzelle, späte Metaphase I, Chromosomen bereits verdoppelt.

der Pflanze, nicht zulässig ist, von den Verhältnissen in den PMZ auf diejenigen in den Embryosackmutterzellen (EMZ) zu schließen, wurde die Entwicklung der Samenanlagen an Mikrotomschnitten studiert. Die erste Abweichung vom normalen Entwicklungsverlauf zeigte sich hier wiederum bei der ersten Reifeteilung. Die Paarung der Homologen unterbleibt wie in den PMZ. (Abb. 1 und 2). Die mikroskopischen Befunde machen es wahrscheinlich, daß die Störung häufig ebenso verläuft wie in den PMZ. Da sich jedoch auch mitunter voll ausgebildete Embryosäcke und normale Interkinesen finden lassen, ist nicht ausgeschlossen, daß Übergangsformen zwischen extrem gestörter und normaler Meiose vorkommen, die an umfangreicherem Material noch gefunden werden könnten. Daneben ließ sich an den wenigen aus Fremdbestäubung erhaltenen Nachkommen feststellen, daß eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen auch gelegentlich lebensfähige Embryonen ergibt. Die Dyaden und Tetraden in Fruchtknoten, die einen Tag nach dem Aufblühen fixiert waren, zeigten bereits alle Anzeichen der Degeneration (Abb. 3—5). Sie waren stark gefärbt und zusammengedrückt.



Die wenigen normal entwickelten Embryosäcke waren teilweise bereits befruchtet. Niemals jedoch war von den vielen zwischen den Samenanlagen herumwachsenden Pollenschläuchen einer in eine sterile Samenanlage eingedrungen. Von der Auflösung des Nuzellus bei sterilen Samenanlagen ließ sich ein Bild an Hand des gebeutelten Materials gewinnen. Zum Vergleich diente ein 8 Tage alter unbefruchteter Embryosack von *Oe. Lamarckiana* mut. *blandina*. Während normalerweise der Embryosack den aufgelösten Nuzellus für sich verbraucht, bleibt bei der sterilen Samenanlage von *Oe. lutescens* Fünfkirchen eine mäßig färbbare Masse zurück, in der Stärkekörner in großer Zahl eingebettet liegen.

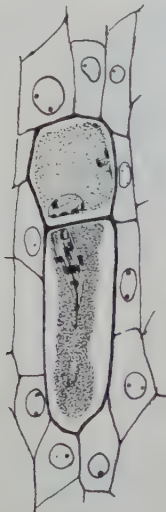


Abb. 3.



Abb. 4.



Abb. 5.

Abb. 3—5. Verschieden alte, geteilte Embryosackmutterzellen, deren Teilungsprodukte degenerieren; Abb. 3 u. 4 2 Tage vor dem Aufblühen, Abb. 5 1 Tag nach dem Aufblühen fixiert.

Die Anzahl der fertilen Samenanlagen läßt sich vermutlich durch Abänderung der Außenbedingungen erhöhen. Es wurde beobachtet, daß im Gewächshaus gezogene Pflanzen weniger steril waren als die Freilandexemplare.

Der erste Fall von *Asynapsis* bei *Oenothera* wurde 1939 von CATCHESIDE beschrieben. Es handelt sich um eine homozygotische Mutante vom Typ *decipiens*, bei der ein dafür verantwortliches Gen im Chromosom 5·6 lokalisiert werden konnte. CATCHESIDE hat den abweichenden Verlauf der Meiose in den PMZ eingehend untersucht und beschrieben.

Es hat den Anschein, daß sich unser Material von dem seinen im Ablauf der Interkinese und Metaphase II unterscheidet. CATCHESIDE fand nämlich regelmäßig Interphasekerne mit 14 Chromosomen, während wir in den PMZ von *Oe. lutescens* Fünfkirchen am häufigsten eine unregelmäßige Verteilung der Chromosomen bereits in der Anaphase I feststellten.

In den Aufzuchten von 1952 und zwar in der Rückkreuzung von *flavens* Fünfkirchen · *<sup>h</sup>Hookeri* mit *suaveolens* Fünfkirchen konnte die Koppelung des Asynapsisfaktors mit dem Gen *acuminata*, für lange dünne Kelchzipfel (HARTE 1948, S. 596 und 606) festgestellt werden. Nachdem auf Grund anderer Spaltungsergebnisse mit Sicherheit feststeht, daß die beiden genannten Faktoren nicht in

den Chromosomenenden 1—6 sowie 8 und 9 lokalisiert sind und auch eine Kopplung mit dem Faktor *def* in 11 · 12 nicht zu erkennen war, liegen sie höchstwahrscheinlich in 7 · 10, und dann im 10-Ende.

Auf ganz andere Weise wird die Fertilität der *Oe. lutescens* durch Homozygotie in dem Chromosomenabschnitt des 3-Endes beeinträchtigt, der bei den *sulfurea*-Varianten der Sippen von Grado und Fünfkirchen von *albicans* auf *flavens* übertragen wurde. Die Blütenbildung ist sehr früh durch Verlaubungserscheinungen und Degeneration der Sproßgipfel gestört. Dieses Merkmal zeigten sowohl die *xa s-lutescens* Fünfkirchen als auch die Verbindung *s-flavens* Grado · *xa s-flavens* Fünfkirchen. Es handelt sich hier um eine komplementäre Wirkung mit dem *flavens*-Rest, denn die *suaveolens*-Typen sind trotz *s*-Homozygotie fertil.

Über das im gleichen Chromosomenende liegende Gen *androkton* (RENNER 1948, S. 188ff.) konnten hier keine Erfahrungen gewonnen werden.

### 5. Das *xanthodermis* (früher *pilosa*)-Merkmal.

Bevor die *xanthodermis*- und *sulfurea*-Varianten der verschiedenen Sippen miteinander und mit den Normalformen verglichen werden, sei die Beschreibung des *xanthodermis*-Merkmals vorausgeschickt.

In der Nachkommenschaft von selbstbestäubter *albiflexa* (aus *suaveolens* bzw. *biennis* × *atrovirens*) treten Pflanzen mit einem „olivfarbenen Ton des erwachsenen Laubes“ auf (RENNER 1933, S. 225). Dieses Merkmal ist hier verbunden mit einem Behaarungsunterschied (vgl. RENNER 1933, Fig. 13 und 14, S. 224/25), weshalb es von RENNER *pilosa* (*pil*) genannt wurde.

Neuerdings ließen sich jedoch die beiden Merkmale voneinander trennen. Nach Untersuchungen von STÖTZER (1949, S. 22—26) beruht der Olivton des Laubes auf einer Gelbfärbung der Epidermis. Deshalb wurde auf Vorschlag von Herrn Prof. RENNER das Färbungsgen jetzt *xanthodermis* (*xa*) genannt und der Faktor *pilosa* für die damit gekoppelten Behaarungsunterschiede reserviert.

Das Gen *xa* kommt vor in *albicans* von *Oe. suaveolens* und *Oe. biennis* und ist rezessiv gegen *Xa* in allen anderen Komplexen. Es liegt im 8-Ende des 8 · 9-Chromosoms (RENNER 1933, S. 225; 1942/43, S. 127). Durch crossing-over geht *xa* auf *velans* und *<sup>h</sup>Hookeri* über (RENNER 1933, S. 218; STÖTZER 1949, S. 22).

Die im *xa*-Faktor homozygotischen Pflanzen haben olivgrünes Laub und braune Kelchzipfelspitzen. Auch die Brakteenspitzen und der ganze Blattrand können manchmal braun aussehen. Im Herbst ist zudem die Stengelepidermis deutlich olivfarben. Die nähere Untersuchung ergab, daß die Färbung durch den andersartigen Vakuoleninhalt der Epidermiszellen hervorgerufen wird (STÖTZER). Auf Grund vorgenannter und eigener Untersuchungen soll das Merkmal hier für *xa-suaveolens* genauer beschrieben werden.

Die Epidermiszellen ausgewachsener Blätter besitzen einen intensiv gelb gefärbten, homogenen Vakuoleninhalt. Auf der Blattunterseite ist die Färbung etwas schwächer als auf der Oberseite. Am Blattrand, besonders in der Umgebung der Hydathoden, ist die Vakuole entweder homogen braun gefärbt, oder sie enthält im ziemlich farblosen Zellsaft braune bzw. gelbliche Einschlüsse (Inklusen) von klumpiger oder traubiger Gestalt (Abb. 6a). Die Stengelepidermis älterer Pflanzen zeigt ähnliche Verhältnisse wie der Blattrand, nur sind hier in erster



Linie traubenförmige Einschlüsse zu finden, seltener homogen gefärbte Vakuolen (Abb. 6b).

Bei den Kelchzipfeln, sofern sie anthocyanfrei sind, findet sich die stärkste Braunfärbung an der Spitze. Hier nehmen auch die Inkluden fast den ganzen Zellsaft ein, wobei die Zellen meist homogen ausgefüllt erscheinen. Mit zunehmender Entfernung von der Spitze nimmt die Farbintensität ab, die Inkluden werden gelblicher und häufiger traubenförmig (Abb. 6c). Nicht selten

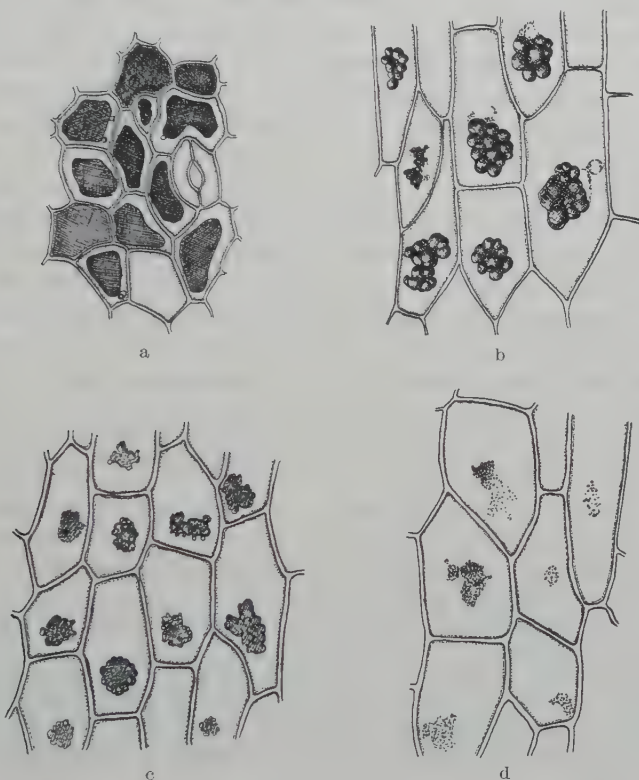


Abb. 6a—d. Epidermiszellen einer *xanthodermis*-Variante mit Gerbstoffeinschlüssen in der Vakuole; a am Blattrand, b am Stengel, c an der Basis des Kelchzipfels, d an der Kelchblattbasis.

finden sich eine oder mehrere braune bis gelbe Kugeln in der Vakuole. Die Größe der kugeligen Tropfen, die sich zu einem traubenförmigen Gebilde zusammengeschlossen haben, nimmt gegen die Basis des Kelchblattes mehr oder weniger stetig ab. Die Traubenform geht schließlich verloren, man erkennt nur noch ein feinkörniges Gerinnsel (Abb. 6d).

Auf der Spreite der Kelchblätter sind die gewellt begrenzten Zellen über dem Assimilationsgewebe meist von homogenem gelblichem Zellsaft erfüllt. Die Tröpfchenansammlungen beschränken sich in der Regel auf die langgestreckten Zellen über den Nerven und auf die Umgebung der Haarbasen. Über dem Mittelnerv und bei großen Haaren sind sie besonders groß.

Der Vakuoleninhalt der Haare ist ebenfalls oft gelblich oder bräunlich, vor allem an den Teilen, wo auch die Epidermiszellen stark gefärbt sind.

Das ist im wesentlichen das Erscheinungsbild, wenn die Pflanzenteile anthocyanfrei sind. Wird von der Pflanze auch Anthocyan gebildet, so überlagern sich in den hiervon betroffenen Teilen, z. B. in den Kelchblättern, die Rot- und die Gelb- bzw. Braunfärbung. Die Inklusen können das Anthocyan auch speichern. In der Regel ist der *xa*-Charakter bei Pflanzen, die viel Anthocyan bilden, erst sehr spät zu erkennen und weniger auffallend.

Die nachfolgend aufgeführten mikrochemischen Reaktionen haben gezeigt, daß die Inklusen aus Gerbstoff bestehen. Daher läßt die schwächere Ausbildung des *xanthodermis*-Merkmals bei anthocyanreichen *xa*-Homozygoten vermuten, daß im Stoffwechsel der Pflanze Gerbstoff- und Anthocyanbildung miteinander konkurrieren, was wiederum darauf hindeutet, daß der *Oenothera*-Gerbstoff der Catechingruppe angehört, wenn es sich nicht gar um gerbstoffartige Kondensationsprodukte der Gruppe der Anthocyanidine handelt wie bei *Pisum arvense* (SCHNEIDER 1952).

MOLISCH (1916) und MILIČIČ (1952) beobachteten ähnliche Vakuoleneinschlüsse an Weinbeeren und den Früchten einiger *Malus*-Arten und bezeichnen sie als Phlobaphenkörper. Was MILIČIČ im einzelnen über das Verhalten des Vakuoleninhaltes sagt, deckt sich fast vollständig mit unseren Beobachtungen über das *xanthodermis*-Merkmal.

Dafür, daß es sich bei den Inklusen um einen Gerbstoffkörper handelt, sprechen folgende mikrochemischen Reaktionen:

1. Eisen-III-Salze färben sowohl den gelben „Zellsaft“ als auch die traubenförmigen Inklusen schmutzig-grün und später schwarz. Beim Absterben der Zelle gerinnt der Vakuoleninhalt.
2. Kaliumbichromat erzeugt in den gelben Vakuolen eine bräunliche, körnige Fällung. Die dunkelbraunen Inklusen werden rotbraun.
3. Coffeinelösung ruft im gelben Zellsaft nur in stärkerer Konzentration Entmischungsbilder hervor. Inklusen bleiben unverändert.
4. Kupferoxydammoniak färbt die gelben Zellen dunkelgelb und die Inklusen dunkelbraun (Rezept bei STRASBURGER 1923, S. 757).
5. Methylenblau wird langsam aber homogen gespeichert. Ebenso sollen sich andere basische Farbstoffe verhalten, während saure nicht adsorbiert werden (STÖTZER 1949, S. 23). Zur Anwendung kamen Gentianaviolett, Chrysoidin, Toluidinblau, Neutralrot in einer Verdünnung von 1:10000 und Kongorot, Säurefuchsin, Indigokarmin, Benzoviolett in einer Verdünnung von 1:1000.

Bei allen mikrochemischen Reaktionen wurde zum Vergleich stets die Normalform mit grünen Blättern herangezogen. Auch bei dieser enthalten die Vakuolen, vor allem die der Epidermis, reichlich Gerbstoff. Er liegt hier aber in wahrscheinlich echt gelöster Form vor, während bei den *xanthodermis*-Formen ein gröber kolloidaler Zustand angenommen werden muß. Zwei entwicklungsgeschichtlich verschiedene Wege führen zur Bildung der traubigen Inklusen. Die braunen Einschlüsse am Blattrand gehen wohl stets aus homogenen gelben Vakuoleninhalten hervor, indem die Farbe intensiver wird und die Konsistenz vom Sol in den Gelzustand übergeht. Durch Synärese wird dann unter Abscheidung des Quellungsmittels aus dem homogen erscheinenden Vakuoleninhalt die traubenförmige Inkluse im Zellsaft.

In anderen Pflanzenteilen, wo vielleicht die im Zellsaft gelösten Stoffe in einem anderen Konzentrationsverhältnis vorliegen, bilden sich in der Vakuole kleine Tröpfchen, die sich zu immer größeren zusammenballen und schließlich auch



bräunliche Trauben ergeben. Zu diesem Ergebnis kommt auch STÖTZER. Ein Abbau der Inkluden konnte von uns im Gegensatz zu STÖTZER bisher nirgends beobachtet werden. Wir möchten eher mit FREUDENBERG (1920, S. 12) annehmen, daß die Pflanze hierzu nicht fähig ist.

Bei dem Vergleich von *xanthodermis*-Variante und Normalform stellte es sich heraus, daß auch die Normalform (*xa Xa*) Inkluden bilden kann, allerdings in weitaus geringerem Maße. Auch der Zellsaft der Epidermis färbt sich im Herbst etwas gelblich. Die Inkluden nehmen wieder die Orte stärkster Transpiration sowie Wundränder ein. Auch *Xa*-Homozygoten sind nicht frei davon.

Seine stärkste Ausprägung erfährt das *xanthodermis*-Merkmal in sonnigen, trockenen Jahren, besonders im Herbst. Sind dagegen die Außenbedingungen einem starken Wachstum der Pflanzen förderlich, so verzögert sich die Ausbildung des *xanthodermis*-Charakters.

Im allgemeinen sind die *xa*-Homozygoten etwas weniger wüchsig als die Heterozygoten. Vergleichbar sind am ehesten die beiden Formen der Sippe *Grado*. Hier sprechen Genetik und Zytologie dafür, daß die *xanthodermis*-Form durch crossing-over entstanden ist.

Ein deutlicher Größenunterschied besteht zwischen der Normalform und der *xa*-Homozygote von Fünfkirchen. In diesem Fall ist jedoch zu berücksichtigen, daß ein ganzes Chromosom zwischen den Komplexen ausgetauscht wird, wobei auch noch andere Faktoren homozygotisch werden (s. S. 195). Infolgedessen ist hier die Inzuchtdepression größer.

Wie schon erwähnt, kommt es auch vor, daß der *xa*-Faktor durch crossing-over von *albicans* auf *velans* und *<sup>h</sup>Hookeri* übergeht. Es hat sich gezeigt, daß die dadurch gegebene Kombination des *xa*-Charakters mit anderen Merkmalen die Ausprägung der Inkludenbildung mehr oder weniger stark modifiziert.

So ist, schon äußerlich erkennbar, die Ausbildung des *xanthodermis*-Merkmals bei *R. crucea-albivelutina* (49/33) stärker als bei *suaveolens*: Der Blattrand ist deutlich braun, die Vakuolen der Epidermiszellen sind hier meist homogen gelb und braun ausgefüllt. In den Brakteen sind vor allem die Spitze und unterhalb dieser ein breiter Streifen des Blattrandes von braunen Inkluden erfüllt. Trauben finden sich nur selten. Auch in den Kelchblättern sind größere Partien als bei *suaveolens* von traubigen oder feinkörnigen gelben Tröpfchenansammlungen erfüllt. Der Zellsaft, in welchem sie liegen, gibt außerdem noch die Gerbstoffreaktion mit Kupferoxydammoniak, was bei *suaveolens* nicht der Fall war. Die Kelchzipfelepidermis enthält kräftig-rotbraune, traubige Inkluden. Es sei darauf hingewiesen, daß dieser Bastard auch wesentlich stärker behaart ist als *Oe. suaveolens*. Zieht man eine normal-grüne *PP-albivelutina* (49/32), die ebenfalls stark behaart ist, zum Vergleich heran, so läßt sich bei dieser Form bereits ein stärkerer Gerbstoffgehalt erkennen als bei normal-grüner *suaveolens*. Die Kelchblattepidermis enthält bereits Körnchenansammlungen, die an der Spitze des Kelchzipfels in große gelbe Trauben übergehen. So wundert es uns nicht, wenn bei der *xa-albivelutina* die Inkludenbildung am stärksten von allen *xa*-Typen ausfällt. Ganz ähnlich wie die normal-grüne *albivelutina* verhält sich die normal-grüne, kleinblütige *albihookeri* (49/118), und dementsprechend ist der *xa*-Charakter bei der olivgrünen *xa-albihookeri* (49/64) ebenfalls sehr stark ausgeprägt. Ähnlich, aber nicht ganz so extrem verhält sich ihr Zwilling *xa-Hookeri* (49/64).

Die Vermutung liegt nahe, daß bei den stärker behaarten Formen die stärkere Ausbildung des *xanthodermis*-Merkmals eine Folge der gegenüber wenig behaarten Typen gesteigerten Transpiration ist; die Haare bleiben ja lebend. Gestützt wird diese Annahme dadurch, daß die Inkludenbildung vorwiegend an Orten mit starker Transpiration auftritt, so an Hydathoden, auch sonst am Blattrand, an Brakteen- und Kelchzipfelspitzen und an der Basis großer Haare.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß das *xanthodermis*-Merkmal erst in Erscheinung tritt, wenn die betreffenden Pflanzenteile nicht mehr stark wachsen. Das steht im Einklang mit der bekannten Tatsache (PAECH 1950, S. 156—160), daß reichliche Zuckerversorgung eine der Voraussetzungen der Gerbstoffbildung ist. Man kann vielleicht annehmen, daß die Inklusen erst dann gebildet werden, wenn im Baustoffwechsel der Kohlenhydratbedarf geringer geworden ist. Den hier auftauchenden Fragen der Gerbstoffphysiologie konnte aber bisher noch nicht nachgegangen werden.

## 6. Die Varianten der verschiedenen Sippen.

*Oe. suaveolens* spaltet gelegentlich eine *sulfurea*- (*s*-) und eine *xanthodermis*- (*xa*-) Variante ab. Die nicht selten auftretenden *s*-Homozygoten mit hellschwefelgelben Blumenblättern wurden bereits von DE VRIES als Mutanten der *Oe. biennis* und *Oe. suaveolens* beschrieben. Das *xanthodermis*-Merkmal, welches oben beschrieben wurde, konnte an *Oe. biennis* selbst bisher noch nicht beobachtet werden.

Bei der Entstehung der genannten Varianten handelt es sich nicht um gelegentlich sich wiederholende Genmutationen, sondern um ein Homozygotwerden bisher schon vorhandener rezessiver Gene (RENNER 1929, S. 97). Der homozygotischen Rekombination dieser Faktoren muß also ein Austauschvorgang zwischen den beiden Partnerkomplexen vorausgegangen sein. Normalerweise geschieht das durch crossing-over<sup>1</sup> oder durch Translokation; Austausch ist natürlich auch immer dann zu erwarten, wenn das Gen in einem Bivalent liegt. Bivalente bzw. strukturhomozygote Chromosomen können als Folge einer Translokation innerhalb eines Komplexes auftreten.

Um zu entscheiden, welcher der genannten Vorgänge für die Entstehung der hier untersuchten Varianten in Betracht kommt, mußten die Chromosomenformeln festgestellt werden. Auf Grund der übereinstimmenden Diakinesekonfigurationen von Bastarden mit der Normalform und mit den Varianten der gleichen Sippe wurde ermittelt, daß Normalform und Varianten die gleiche Chromosomenformel bzw. -struktur besitzen. Das bedeutet, daß eine Segmentverwechslung zwischen Chromosomen verschiedener Komplexe nicht stattgefunden hat.

Für die *xa*-Form der Sippe Fünfkirchen, die im Verhältnis 1 : 4 von der Normalform abgespalten wird, bestand von Anfang an der Verdacht, daß der *xa*-Faktor hier in einem Bivalent liege. Die zytologischen Befunde (s. S. 182 und 184) brachten die Bestätigung, und zwar besitzt *flavens* Fünfkirchen neben 1 · 4 ein zweites Homologes mit *albicans*, nämlich 8 · 9. Der im 8-Ende liegende *xa*-Faktor kann deshalb gemeinsam mit den übrigen im 8 · 9-Chromosom liegenden Genen (s. weiter unten) mendeln.

Im *sulfurea*-Merkmal spaltet die Sippe Fünfkirchen nicht. Die *sulfurea*-Variante, die aus der *xa*-Form 1949 einmal hervorging und die Chromosomenformel der Normalform besitzt, kann deshalb nur durch crossing-over entstanden sein. Dieselbe Überlegung läßt sich für die Varianten der Sippe Grado und für *suaveolens sulfurea* Friedrichshagen anstellen.

<sup>1</sup> Die bisherigen Erfahrungen deuten darauf hin, daß die für die einzelnen Komplexe charakteristischen Gene vom crossing-over nur deshalb selten betroffen werden, weil sie nicht in den Endsegmenten der Chromosomen liegen, in denen bei der Gattung *Oenothera* vorzugsweise crossing-over stattfindet (vgl. HARTE 1948, S. 618ff.).



Bei allen „Crossover-Mutanten“ erhebt sich nun die Frage, ob sie, abgesehen von den Unterschieden, die schon für die Normalformen untereinander festgestellt wurden, genotypisch im übrigen übereinstimmen. Die Frage muß verneint werden.

Ein Vergleich der 3 *sulfurea*-Varianten zeigte, daß verschieden große Chromosomenabschnitte vom crossing-over erfaßt wurden. Bei *suaveolens sulfurea* Friedrichshagen ist das im *flavens*-Komplex ausgetauschte Stück klein, weil außer für *s* kein weiterer Austausch nachweisbar ist. Bei den beiden *sulfurea*-Varianten der Sippen Grado und Fünfkirchen muß das ausgetauschte Stück größer sein und zwar bei beiden etwa gleich groß, was sich vor allem auch an den weiter



Abb. 7. Verzweigungsform und Brakteenschnitt der tagneutralen *kk*-Variante (links) und der *kK* Normalform (rechts) von *Oe. suaveolens* Fünfkirchen. Die *KK(xa)*-Variante ähnelt hierin der Normalform.

unten genannten Sippenbastarden erkennen läßt: Den *s-suaveolens*-Varianten der Sippen Fünfkirchen und Grado fehlen die roten Flecken der Rosettenblätter (*Mac*) und die leichte Rötung der Stengelepidermis (*rub* ?), wie sie bei allen übrigen *suaveolens*-Formen einschließlich der *sulfurea*-Variante von Friedrichshagen vorkommen.

Die *xanthodermis*-Varianten liefern einen Beitrag zur Kenntnis der Gene im 8·9-Chromosom. Die beiden *xa-suaveolens*-Typen von Grado und von Fünfkirchen unterscheiden sich hauptsächlich in der Wüchsigkeit, wie aus Tabelle 1 hervorgeht. Wir stellen fest, daß die Depression gegenüber der Normalform der Sippe bei *xa-suaveolens* Grado nur gering ist, bei *xa-suaveolens* Fünfkirchen dagegen beträchtlich. Das erklärt sich daraus, daß letztere im ganzen 8·9-Chromosom von *albicans* homozygotisch ist. Für *xa-suaveolens* Grado konnte außer im *xa*-Faktor selbst keine Veränderung des *flavens*-Komplexes nachgewiesen werden.

Ein zweiter Unterschied zwischen den beiden *xa*-Formen besteht darin, daß *xa-suaveolens* Grado wie die Normalform auf den Kurztag reagiert, *xa-suaveolens* Fünfkirchen dagegen wesentlich stärker.

An den aus selbstbestäubter *Oe. suaveolens* Fünfkirchen herauspaltenden 6 Typen ließ sich leicht nachweisen, daß dieser Faktor *K* für Kurztagempfindlichkeit im 8·9-Chromosom von *albicans* liegt. Sein Allel *k* in *flavens* bedingt

Tagneutralität. Im heterozygotischen Zustand ergibt sich eine intermediäre phänotypische Wirkung mit leichter Prävalenz von *K*. Der Rosettendurchmesser von im 10-Std-Kurztag gezogenen Pflanzen beträgt für *KK-suaveolens* 26 cm, für *kK-suaveolens* 31 cm, für *kk-suaveolens* 48 cm. Mit der Verringerung der Rosettengröße nimmt die Tiefe des Grüns der Blätter zu. Im Frühjahr kommen die *kk*-Homozygoten früher zum Schossen als die beiden anderen Typen. Vermutlich ist der weiterhin zu beobachtende Unterschied in der Verzweigung (vgl. Abb. 7) nur eine Folge hiervon.

Weitere im 8·9-Chromosom festgestellte Gene, die von wesentlichem Einfluß auf den Phänotyp bestimmter Komplex- und Plastidenkombinationen sind, werden weiter unten auf S.199 beschrieben. Sie zeigen, daß sich eine beträchtliche Divergenz zwischen dem 8·9-Chromosom von *albicans* und dem von *flavens* eingestellt hat.

Die 8·9<sub>fla</sub>8·9<sub>fla</sub>-Variante der *Oe. suaveolens* Fünfkirchen wurde erstmalig 1950 als Frühblüher erkannt. Wie bereits erwähnt, beruht ihr Hauptunterschied gegenüber der Normalform auf der geringeren Kurztagempfindlichkeit, die fast der Tagneutralität von *Oe. Hookeri* gleichkommt. Die Verschiedenheiten in der Verzweigung und der Brakteenform sind in Abb. 7 dargestellt. In Kreuzungen zeigt der 8·9<sub>fla</sub>-*albicans*-Komplex einige Besonderheiten, die auf S.200 beschrieben werden.

### 7. Die Bastarde zwischen den *suaveolens*-Sippen.

Die vorhandenen Normalformen und Varianten verschiedener Sippen wurden miteinander gekreuzt und die F<sub>1</sub> in den Jahren 1950 und 1951 aufgezogen. Das war nicht nur für den zytologischen Vergleich notwendig, sondern bot auch Gelegenheit, Sippenunterschiede dem *albicans*- oder dem *flavens*-Komplex zuzuordnen. Außerdem entstanden hierbei *lutescens*(*flavens* · *flavens*)-Bastarde, und zwar auch von denjenigen Sippen, deren *flavens*-Komplex homozygotisch letal ist. Von besonderem Interesse sind davon die *flavens* · *flavens*-Bastarde der Varianten.

#### a) Die *albi-flava*-Bastarde.

Tabelle 6 zeigt die gemessenen Sproßhöhen. Trotz einiger Lücken ist deutlich zu erkennen, daß der *albicans*-Komplex der Sippe Grado in hohem Maße die Wüchsigkeit der *albi-flava* fördert, während zwischen den übrigen *albicans*-Komplexen keine gesicherten Unterschiede vorhanden sind. Die Größe der Verbindungen verschiedener *flavens*-Komplexe mit *albicans* Grado wurde in keinem Falle von denjenigen mit anderen *albicans*-Komplexen erreicht. Auch aus den Verbindungen von *albicans* Grado mit anderen Komplexen als *flavens* wird deutlich, daß *albicans* Grado eine größere Wüchsigkeit vererbt als die übrigen *albicans*-Komplexe (s. weiter unten). Die *flavens*-Komplexe verhalten sich in ihrer Wirkung auf das Wachstum nicht sehr verschieden von einander, sofern es sich um die Komplexe der Normalformen und der Crossover-Varianten handelt. Nur der stärker abgeänderte Komplex 8·9<sub>alb</sub>-*flavens* Fünfkirchen bewirkt in Verbindung mit *albicans* eine starke Depression, die auf Homozygotie im 8·9-Chromosom von *albicans* beruht. Klimatische und andere Standortfaktoren können diese Unterschiede manchmal etwas ausgleichen.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß die auffallend starke Wüchsigkeit der Sippe Grado in der Hauptsache durch ihren *albicans*-Komplex bedingt ist.



Tabelle 6. Größte erreichte Höhe verschiedener *albicans* · *flavens*-Verbindungen in Zentimeter, a) 1950, b) 1951,

	<i>flavens</i> Stan- dard	<i>flavens</i> Grado	<i>za- flavens</i> Grado	<i>sulf- flavens</i> Grado	<i>sulf- flavens</i> Fried- richs- hagen	<i>flavens</i> Fünf- kirchen	8 · 9 <i>alb- flavens</i> Fünf- kirchen	8 · 9 <i>alb sulf- flavens</i> Fünf- kirchen
<i>albicans</i> Standard . . . . .	a) 135 b) 125	a) 135 b) 125	a) 145 b) 125	— b) 118	a) 145 b) 126	a) 130 b) 122	a) 125 b) 102	a) 130 b) 102
<i>albicans</i> Friedrichshagen . . .	a) 155 b) 123 <sup>1</sup>	— —	— b) 133	— —	a) 150 b) 138	— b) 123	— —	— b) 100
<i>albicans</i> Fünfkirchen . . . . .	a) 135 b) 125 <sup>1</sup>	— —	— —	— b) 120	— b) 120	a) 125 b) 128	a) 113 b) 100 b) 123 <sup>1</sup>	a) 100 b) 111 b) 117 <sup>1</sup>
<i>albicans</i> Grado . . . . .	a) 170 b) 163	a) 185 —	a) 175 b) 172	a) 170 b) 168	— b) 145	— b) 150	— b) 140	— b) 115

<sup>1</sup> 2jährig.

Für die geringeren Wüchsigkeitsunterschiede zwischen den übrigen Sippen ist eine Zuordnung zu bestimmten Erbeinheiten vorerst nicht mit Sicherheit möglich.

An F<sub>2</sub>-Generationen verschiedener *albiflava*-Bastarde konnte geprüft werden, ob der Unterschied im Verhältnis von *albicans*- zu *flavens*-Embryosäcken, der zwischen den Sippen Standard, Friedrichshagen und Grado einerseits und der Sippe Fünfkirchen andererseits besteht, durch Verschiedenheiten unter den *albicans*- oder den *flavens*-Komplexen bedingt ist. Folgende Ergebnisse liegen vor:

Tabelle 7.

	<i>albicans</i> ES	<i>flavens</i> ES	Taube Samen
<i>albicans</i> Standard · <i>flavens</i> Fünfkirchen selbstbestäubt (Beleg Nr. 115) . . . . .	55	35	7
<i>albicans</i> Grado · 8 · 9 <i>alb-flavens</i> Fünfkirchen selbstbestäubt (Beleg Nr. 193) . . . . .	44	12	11
<i>albicans</i> Grado · 8 · 9 <i>alb-s-flavens</i> Fünfkirchen selbstbestäubt (Beleg Nr. 159) . . . . .	55	3	7
<i>albicans</i> Fünfkirchen · <i>s-flavens</i> Grado selbstbestäubt (Beleg Nr. 235) . . . . .	9	50	15

Diese Daten und die Zahlenverhältnisse, die bereits für die Sippen festgestellt wurden, zeigen eindeutig, daß *albicans* Fünfkirchen sich ebenso verhält wie die übrigen *albicans*-Komplexe, während *flavens* Fünfkirchen — einerlei ob durch 8 · 9 *alb* oder *s* verändert oder nicht — im Vergleich zu den übrigen *flavens*-Komplexen sich bei der Bildung der weiblichen Gonen als bedeutend schwächer erweist und dadurch für die Verschiebung des Verhältnisses von *albicans*- zu *flavens*-Embryosäcken bei der Sippe Fünfkirchen verantwortlich ist.

So sehr diese Tatsachen dafür sprechen, eine Gonenkonkurrenz im Sinne RENNERS anzunehmen, so müssen jedoch auch andere Möglichkeiten der Goneneliminierung in Betracht gezogen werden (vgl. RUDLOFF 1931, 1933; RENNER 1940, S. 145; HIORTH 1948, S. 59). Eine Untersuchung der Ursachen steht noch aus.

b) Die *flavens* · *flavens*-Verbindungen.

Die im Abschnitt über die Varianten der *suaveolens*-Sippen beschriebenen Abänderungen der *flavens*-Komplexe durch Gene aus *albicans* ließen sich an den aus Sippenkreuzungen erhaltenen *flavens* · *flavens*-Verbindungen gut studieren. Die Anwesenheit oder das Fehlen der größtenteils bereits bekannten Faktoren wird für die verschiedenen *flavens*-Komplexe in Tabelle 8 wiedergegeben.

Tabelle 8.

	Faktor											
	<i>s</i>	<i>Mac</i>	<i>Rub</i>	<i>na</i>	<i>let<sub>fla</sub> St.</i>	<i>let<sub>fla</sub> Gr.</i>	Depres- sion 8 · 9 <sub>alb</sub>	<i>exp</i>	<i>K</i>	<i>xa</i>	<i>asyn- apt II</i>	vermi- ndert ES- Aktiv- ität
	Chromosomenende bzw. Chromosom											
	3	3	3	3	5 · 6	8 · 9	8 · 9	8 · 9	8 · 9	8	10 ?	?
Komplex:												
<i>flavens</i> Standard . . . . .	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>flavens</i> Fünfkirchen . . . . .	—	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+	+
<i>flavens</i> Grado . . . . .	—	+	+	+	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>s-flavens</i> Friedrichshagen . .	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>s-flavens</i> Fünfkirchen . . .	+	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	+
<i>s-flavens</i> Grado . . . . .	+	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>xa-flavens</i> Grado . . . . .	—	+	+	+	—	+	—	+	—	+	—	—
8 · 9 <sub>alb</sub> - <i>flavens</i> Fünfkirchen .	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+	+
8 · 9 <sub>alb</sub> - <i>flavens</i> Grado . . . .	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	—	—
8 · 9 <sub>alb</sub> <i>s-flavens</i> Fünfkirchen .	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	+	+
8 · 9 <sub>alb</sub> <i>s-flavens</i> Grado . . .	+	—	—	—	—	—	+	—	+	+	—	—

+ = vorhanden, — = fehlend.

Bei den ersten 3 Komplexen handelt es sich um die Normalformen, vom 4.—7. um reine Crossover-Mutanten. Die letzten 4 Komplexe haben ein ganzes Chromosom (8 · 9) von *albicans* übernommen, außerdem sind die letzten beiden noch durch crossing-over im 3-Ende verändert. Die Unterschiede im Besitz bzw. Fehlen von verschiedenen Letalfaktoren wurden auf S. 185/186 beschrieben. Bezüglich des Asynaptischfaktors und des Faktors für verminderte Aktivität in den Embryosäcken vgl. S. 187 ff. bzw. S. 197.

Bemerkenswert ist der alleinige Austausch von *S* gegen *s* in *flavens* Friedrichshagen. Alle übrigen Sippen haben in ihren *sulfurea*-Varianten auch *Mac* gegen *mac* eingetauscht. Außerdem wurde der Niedrigwuchsfaktor *nana* (*na*) abgegeben. Wie auf S. 195 erwähnt wurde, fehlt den *sulfurea*-Varianten der Sippen Grado und Fünfkirchen auch die Rötung der Stengelepidermis. Nach unseren Kreuzungen könnte es sich hierbei um Pleiotropie von *Mac* handeln. Die *Mac Mac*-Homozygoten sind stark gerötet, die *mac Mac*-Heterozygoten nur leicht. Es ist jedoch auch wahrscheinlich, daß es sich um den von HARTE (1948, S. 585) beschriebenen Faktor *rubricaulis* (*rub*) handelt, welcher in *<sup>h</sup>Hookeri* vorkommt. Verbindungen von normalem *flavens* mit *<sup>h</sup>Hookeri* sind nämlich deutlich gerötet, während die Verbindungen von *s-flavens* Grado bzw. Fünfkirchen mit *<sup>h</sup>Hookeri* nur leicht rot überlaufen sind. Daß HARTE (1948, S. 604) für *flavens* das Fehlen von *rub* angibt, widerspricht dem nicht, denn sie verwendete eine *sulfurea*-Variante. Diese besaß auch noch den Faktor für die Wuchshöhe *na* (HARTE 1948, S. 588 und 604).



Das *nana*-Merkmal ließ sich in unseren Kreuzungen gut verfolgen. Ausgesprochen klein (65—100 cm) sind alle *flavens* · *flavens*-, *flavens* · *rubens*- und *flavens* · *R-gaudens*-Verbindungen (nicht dagegen *flavens* · *r-gaudens*; vgl. auch OEHLKERS 1923, S. 237), wenn sie mit *suaveolens*- bzw. *biennis*-Plastiden ausgestattet sind und nicht die Chromosomenabschnitte enthalten, die durch die in Tabelle 8 stark umrandeten Faktoren charakterisiert werden. Man kommt zu dem Schluß, daß hier der niedrige Wuchs polygen und durch das Zusammenwirken mit einer bestimmten Plastidensorte bedingt ist. Anders scheint es sich mit der durch Homozygotie im  $8 \cdot 9_{alb}$ -Chromosom bedingten Depression zu verhalten. Sie vermindert sowohl die Größe der *albiflora* wie die der *flavens* · *flavens*-Verbindung. Letztere wird 70—125 cm groß, während die in  $8 \cdot 9$  heterozygoten Typen 100—150 cm groß werden.

Wie es scheint, besteht ein Zusammenhang zwischen der Genetik der Wachstumshemmungen und der der Plastidendegeneration. Das Ausbleichen der Kotedonen wird sowohl von dem Chromosomenabschnitt *S-Mac-na* im 3-Ende wie auch durch  $8 \cdot 9_{fla}$  mitbedingt. Einführung der homologen Stücke aus *albicans* unterdrückt diesen Chlorophylldefekt.

Das typische *lutescens*-Ausbleichen des Laubes der *flavens* · *flavens*- und *flavens* · *rubens*-Verbindungen, also die Degeneration der *suaveolens*- bzw. *biennis*-Plastiden, wird aufgehoben, wenn diese Formen  $8 \cdot 9_{alb}$  enthalten. Der hierfür verantwortliche Faktor kann von dem Gen *xanthodermis* abgetrennt werden (vgl. *xa-flavens* Grado). Als Benennung für den Faktor im  $8 \cdot 9$ -Chromosom von *flavens* wird *expallescens* (*exp*) vorgeschlagen, rezessiv gegen *Exp* in  $8 \cdot 9_{alb}$ . Außer in *flavens* kommt *exp* in *rubens*, wahrscheinlich auch in *gaudens* und vermutlich in *flectens* vor (vgl. RENNER 1938a, S. 115, Nr. 944).

Die auf S. 195 erwähnten Unterschiede in der Reaktion auf den Kurztag, die durch den Faktor *K* in  $8 \cdot 9$  bedingt sind, können an den verschiedenen *flavens* · *flavens*-Verbindungen ebenfalls beobachtet werden.

## 8. Die besonderen Merkmale der Verbindungen von *albicans* Grado, $8 \cdot 9_{fla}$ -*albicans* Fünfkirchen und $8 \cdot 9_{alb}$ -*flavens* Fünfkirchen mit Komplexen anderer Arten.

Die für die Analyse der *suaveolens*-Sippen hergestellten Bastarde sind für die Sippe Standard bereits früher beschrieben worden (vgl. RENNER 1917, 1918, 1938a, 1943; OEHLKERS 1923; HOEPPENER und RENNER 1929; RUDLOFF 1930; BAERECKE 1944). Deshalb sollen hier nur die sich aus den genischen Eigentümlichkeiten der 3 Komplexe *albicans* Grado,  $8 \cdot 9_{fla}$ -*albicans* Fünfkirchen und  $8 \cdot 9_{alb}$ -*flavens* Fünfkirchen ergebenden Abweichungen vom Normaltyp mitgeteilt werden.

### a) *Albicans* Grado.

1. Die bei der Sippe Grado festgestellte dichtere flaumige Behaarung wird durch ihren *albicans*-Komplex vererbt. Das zeigt sich in fast allen Verbindungen, besonders deutlich in denen mit *velans*, *h**l**andina* und *h**l**ookeri*.

2. Ein weiteres Kennzeichen von *albicans* Grado ist die durch diesen Komplex vererbte Kleinblütigkeit, wie aus folgendem Vergleich der Kronblattgrößen ersichtlich ist (Tabelle 9).

Bei Selbstbestäubung der *albicans* Grado  $\cdot$   $^h$ *Hookeri* werden extrem kleinblütige *Hookeri* abgespalten (Kronblatt 13 : 15 mm).

3. Die bereits bei den *albiflavae* festgestellte, durch *albicans* Grado bedingte außerordentliche Wüchsigkeit tritt auch in den Verbindungen mit *rubens*,  $^h$ *deserens*, *flectens*, *curvans* und anderen

Komplexen auf. Zweijährig gezogene *albiflexae* wurden 250 cm hoch.

Tabelle 9.

	<i>albicans</i> Grado mm	<i>albicans</i> Standard mm
<i>relans</i> . . . . .	26:31	34:38
$^h$ <i>deserens</i> . . . . .	30:34	35:46
$^h$ <i>Hookeri</i> . . . . .	26:34	35:40

4. Diese Heterosis ist allerdings nur deshalb möglich, weil die Verbindungen von *albicans* Grado mit *flectens* und *curvans* im Gegensatz

zu denen von *albicans* Standard, welche im Sommer chlorophylldefekt werden, stets sattgrün bleiben.

#### b) $8 \cdot 9_{fla}$ -*albicans* Fünfkirchen.

Dieser durch das  $8 \cdot 9$ -Chromosom von *flavens* veränderte *albicans*-Komplex zeigt außer der auf S. 195 beschriebenen Wirkung auf das Verhalten im Kurztag, die sich in allen Verbindungen bemerkbar macht, subletale Wirkung in den Verbindungen mit *curvans* und *flectens*. Beide sind stark chlorophylldefekt und sterben im Freiland frühzeitig ab. Die *curvae* werden etwa 50 cm groß, die *flexae* 25 cm.

#### c) $8 \cdot 9_{alb}$ -*flavens* Fünfkirchen.

Während das  $8 \cdot 9$ -Chromosom von *flavens* sich in den meisten Kombinationen als schädlich erweist, ist die Anwesenheit des  $8 \cdot 9$ -Chromosoms von *albicans* oft günstig, vor allem in heterozygotem Zustand (vgl. RENNER 1942/43, S. 190). Das zeigen neben den Arten *Oe. suaveolens* und *Oe. biennis* auch die auf S. 198 beschriebenen veränderten *lutescentes*. In Verbindungen von  $8 \cdot 9_{alb}$ -*flavens* Fünfkirchen mit *rubens* und *gaudens* wird das Ausbleichen der *biennis*- bzw. *suaveolens*-Plastiden ebenfalls verhindert; die Kurztagempfindlichkeit wird verstärkt.

Bemerkenswert sind auch noch die Behaarungsunterschiede, die an Verbindungen mit  $^h$ *Hookeri* festgestellt wurden. Es dürfte sich dabei um das von HARTE (1948) *hirsuta* genannte Gen handeln, welches dann im 9-Ende liegt. Während HARTE die Knospenbehaarung verwendete, wurde in unserem Fall die Behaarung der jungen Rosetten im Gewächshaus verglichen und zwar an der 4förmigen Nachkommenschaft der Kreuzung *suaveolens* Fünfkirchen  $\times$  *Hookeri*. Steif abstehend und dicht behaart sind die beiden Typen  $8 \cdot 9_{fla}$ -*flavens*  $\cdot$   $^h$ *Hookeri* und  $8 \cdot 9_{fla}$ -*albicans*  $\cdot$   $^h$ *Hookeri*, spärlich und anliegend behaart sind  $8 \cdot 9_{alb}$ -*flavens*  $\cdot$   $^h$ *Hookeri* und  $8 \cdot 9_{alb}$ -*albicans*  $\cdot$   $^h$ *Hookeri*. *Albicans* besitzt also das dominante Allel *Hirsuta*.

Welcher Zusammenhang mit der von RENNER (1933, S. 224/25) beobachteten *pilosa*-Spaltung in der Rückkreuzung *albi-flexa*  $\times$  *suaveolens* besteht, muß noch geprüft werden. Auch hier handelte es sich um Austausch des  $8 \cdot 9$ -Chromosoms, und zwar des von *albicans* und des von *flectens*.

### 9. Die *suaveolens*-Plastiden.

Wie aus früheren, sehr umfangreichen Untersuchungen (vgl. RENNER 1936, S. 235) bekannt ist, werden bei *Oenothera* väterliche Plastiden durch den Pollen auf die Nachkommen übertragen. Das wird an Bastarden in Form von Pana-



schiebung sichtbar, weil die Plastiden verschiedener Arten in Verbindung mit bestimmten Genomen ungleich funktionsfähig sind.

Die im Laufe dieser Arbeit gemachten Erfahrungen, die die Beobachtungen früherer Untersucher auch für die neuen *suaveolens*-Sippen vollauf bestätigen, seien im folgenden nochmals kurz zusammengefaßt. Die Plastiden aller Sippen verhielten sich gleich:

1. *flavens* · *curvans* ist mit *suaveolens*-Plastiden weiß (bzw. gelb), mit *syrticola*-Plastiden sattgrün.

2. *flavens* · *flectens* ist mit *suaveolens*-Plastiden weiß (bzw. gelb), mit *atrovirens*-Plastiden sattgrün.

3. *flavens* · *percurvans* ist mit *suaveolens*-Plastiden weiß (bzw. gelb), mit *ammophila*-Plastiden sattgrün.

4. *flavens* · *subcurvans* ist mit *suaveolens*-Plastiden weiß, mit *parviflora*- und *silesiaca*-Plastiden grün.

5. *flavens* · *dilatans* ist mit *suaveolens*-Plastiden weiß (bzw. gelb), mit *argillicola*-Plastiden gelbgrün.

6. *flavens* · *gaudens* ist mit *suaveolens*-Plastiden gelbgrün, mit *Lamarckiana*-Plastiden sattgrün.

7. *flavens* · <sup>h</sup>*Hookeri* ist mit *suaveolens*-Plastiden normal grün, mit *Hookeri*-Plastiden hellgrün und im Sommer ausbleichend.

8. *velans* · *flavens* bleicht an jungen Rosetten in den Keimschalen in der Mitte des Blattes, besonders längs den Nerven, vorübergehend aus. Das Ausbleichen ist aber modifizierbar; es betrifft nur die *Lamarckiana*-Plastiden, nicht die von *suaveolens*.

9. *albicans* · *curvans* ist mit *suaveolens*-Plastiden im Sommer gelbflekkig, sofern es sich um *albicans* Standard, Friedrichshagen oder Fünfkirchen handelt. Mit *albicans* Grado ist die Verbindung normal grün.

10. *albicans* · *flectens* verhält sich ebenso.

11. *albicans* · *velans* ist mit *suaveolens*-Plastiden sattgrün und in den Keimschalen offenbar von *Lamarckiana*-Plastiden weiß gescheckt. An erwachsenen Pflanzen sind nur gelegentlich hellgrüne Zonen festzustellen.

Besondere Erwähnung verdient die Tatsache, daß alle reziproken Verbindungen von *flavens* mit *rubens* gleich ausfallen, woraus gefolgert werden kann, daß die beiden Arten *Oe. biennis* und *Oe. suaveolens* gleiche Plastiden bzw. gleiches Plasma besitzen (RENNER 1924, S. 334). Nach den oben angeführten eigenen Erfahrungen sind die *suaveolens*-Plastiden verschieden von denen der *Oe. Hookeri*, *Lamarckiana*, *syrticola*, *atrovirens*, *ammophila*, *argillicola*, *parviflora* und *silesiaca*.

Es muß noch erwähnt werden, daß nicht gerade selten Mutationen der Plastiden beobachtet werden (RENNER 1936, S. 280). Das äußert sich bekanntlich darin, daß an sonst normalen Pflanzen spontan weiße, gelbliche oder gelbgrüne Sproßabschnitte zu finden sind. An unserem Material wurden 1950 unter 3530 kontrollierten Pflanzen 11 mit mutierten Plastiden gefunden, das sind rund 0,3%. In 2 Fällen war die Mutation von grün nach gelbgrün, bei den restlichen 9 von grün nach weiß. Ein reines Weiß wird dabei erst sichtbar, wenn die Pflanzen längere Zeit dem Licht ausgesetzt sind. An jungen Keimpflänzchen, die sich später als gescheckt erweisen, sind die Kotyledonen zuerst, wenn sie die Samenschale abstreifen, ohne Unterschiede gelblich, dann ergrünen sie, und erst nach einer gewissen Zeit unterscheiden sich die Zonen mit verschiedenen Plastiden. Die Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, ist also noch vorhanden.

Eingehende Untersuchungen über die Plastiden von *Oenothera* werden nächstens durch Herrn FRANZ SCHÖTZ mitgeteilt.

### 10. Ein Fall von Androgenesis.

Anhangsweise kann hier über einen Fall von Androgenesis berichtet werden. Aus der Kreuzung *suaveolens sulfurea* Grado  $\times$  *Hookeri* Standard ging 1950 eine Pflanze hervor, welche in allen Merkmalen dem Vater *Oe. Hookeri* Standard glich, nur mit dem Unterschied, daß alle Größenverhältnisse auf etwa die Hälfte verkleinert waren. Das Exemplar wurde mit den übrigen Nachkommen ins Freiland versetzt, wo es zwar gut gedieh, jedoch weder spontan noch nach kontrollierter Fremd- und Selbstbestäubung Samen ansetzte. An fixiertem Material konnte dann die Vermutung, daß es sich um ein haploides Individuum handelte, geprüft und bestätigt werden.

Die Verteilung der Chromosomen in der Meiose erfolgt zufallsmäßig, jedoch nicht immer auf nur 2 Pole, sondern es kommt häufig vor, daß ein oder mehrere Chromosomen zwischen den Spindelpolen liegenbleiben und dann eine dritte Gruppe bilden. Auf diese Weise resultiert die gestörte Tetradenbildung in abnormalen Pollenkörnern. Neben dreilappigen kommen häufig zweilappige und selten auch einlappige vor. Mit ähnlichen Störungen ist in den Embryosackmutterzellen zu rechnen. Die Sterilität dieses haploiden Individuums nimmt also nicht wunder.

Darüber, daß es sich bei der Entstehung dieser Pflanze um die alleinige Entwicklung des Spermakerns mit dem Plasma der Eizelle handelt, also um Androgenesis, besteht angesichts der zytologischen Befunde kein Zweifel.

1952 wurde in der reziproken Kreuzung ebenfalls eine haploide *Hookeri* aufgefunden und vegetativ vermehrt. Eine weitere trat in den Versuchen von Herrn Prof. RENNER auf. Es handelte sich in diesen beiden Fällen um Parthenogenesis bei Pseudogamie.

### 11. Heterozygotie und Konstanz der Sippen von *Oe. suaveolens*.

Wohl in keiner Gattung wurde das Mittel der Heterozygotie in so einzigartiger Weise zur Entwicklung neuer, leistungsfähiger Typen ausgenutzt wie bei *Oenothera*. RENNER (1946) hat den dabei eingeschlagenen Weg ausführlich an Beispielen dargestellt.

Am vollkommensten sind solche Systeme anzusehen, die bei einem Höchstmaß von (vorteilhafter) genischer Heterozygotie nur 2 Koppelungsgruppen besitzen, von denen die eine nur in den Embryosäcken, die andere nur im Pollen aktiv wird. Das sind die Arten, die in der Meiose einen 14er-Ring bilden und bei Selbstbestäubung, welche in der Regel bei ihnen schon vor dem Öffnen der Blüten erfolgt, nur keimfähige Samen ausbilden; sie sind also komplexheterozygot und heterogam.

Diesem hohen Grad an Vollkommenheit kommt von unseren Sippen die stattliche *Oe. suaveolens* von Grado am nächsten. Sie besitzt einen 14er-Ring, aber ihr *flavens*-Komplex ist noch in hohem Maße eizellenaktiv, weshalb sie zu etwa zwei Dritteln *flavens*-Homozygoten in Form von tauben Samen ausbildet. Die Verbindung von *albicans* Grado mit *flavens* Fünfkirchen ist insofern vollkommener, als hier nur ein Drittel oder noch weniger (die erste Prüfung ergab ein Viertel) *flavens*-Embryosäcke gebildet werden. Sie spaltet die *flavens*-Homozygoten als nur unter Kulturbedingungen lebensfähige *lutescens* ab. Ob die *flavens*-Homozygoten bereits als Embryonen im Samen oder unter natürlichen Bedingungen



als Keimlinge zugrunde gehen, spielt für die Konstanz der Art keine Rolle. Bedeutungsvoll ist jedoch der Substanzverlust und der mehr oder weniger große Ausfall an *suaveolens*-Nachkommen, der durch das Vorkommen des Pollenkomplexes in den Embryosäcken entsteht. Mit diesem Mangel sind alle *suaveolens*-Sippen behaftet.

Eine andere Unvollkommenheit ist der Besitz eines oder zweier Bivalente in der Diakinese. Bei *suaveolens* Standard und *suaveolens* Friedrichshagen, wo es sich lediglich um das doppelt vorhandene 1·4-Chromosom handelt, sind die Folgen nicht weiter nachteilig. Diese Homozygotie braucht jedoch ursprünglich bei der Entstehung der Bastardart nicht vorhanden gewesen zu sein.

Die Sippe Fünfkirchen ist über die Homozygotie in 1·4 hinaus noch in 8·9 strukturhomozygotisch, was zur Folge hat, daß sie nach *xa-Xa* und den damit gekoppelten Faktoren spaltet. Wenn das auch für die abgespaltenen nicht fortpflanzungsfähigen *lutescens*-Formen belanglos ist, so bedeutet dies für *suaveolens* Fünfkirchen doch eine starke Schwächung; denn die *xa xa-suaveolens*, die mit der Normalform nicht konkurrieren kann, macht etwa ein Viertel der *suaveolens*-Nachkommen aus (vgl. Tabelle 4).

Der Anteil der  $8 \cdot 9_{fla} 8 \cdot 9_{fla} (Xa Xa)$ -*suaveolens*-Nachkommen scheint gering zu sein<sup>1</sup>. Ob diese Form in der Vitalität der Normalform gleichkommt, läßt sich noch nicht sicher entscheiden. Es steht nur fest, daß sie etwas größer wird und früher schoßt. Zu erwarten ist, daß sich die Sippe mit der Zeit stabilisiert, indem sie entweder die Strukturhomozygotie oder die genische Heterozygotie aufgibt. Es wäre dabei interessant zu erfahren, welche Form am ursprünglichen Standort das Feld räumen muß. In ihrer jetzigen Konstitution dürfte die Sippe Fünfkirchen noch nicht lange bestehen.

## 12. Über die Phylogenie der Art, ihrer Sippen und ihrer Komplexe.

Die Besonderheiten der Artbildung in der Gattung *Oenothera* haben die Stammesgeschichte vor allem der *Euoenotheren* (früher *Onagren*) seit DE VRIES zu einem Anziehungspunkt für den Genetiker gemacht. Bei den komplexheterozygotischen Arten lassen sich nämlich die Beziehungen zwischen den Merkmalen nicht wie üblich auf den Diplonten beziehen, sondern sie müssen für die verschiedenartigen haploiden Komplexe getrennt behandelt werden.

Als ursprüngliches Merkmal gilt die homozygotische Lebensfähigkeit der Komplexe. Die Analyse der amerikanischen Wildarten von *Oenothera* (CLELAND 1935 b, 1940) zeigte, daß die homozygotischen Arten in Kalifornien und Nordmexiko beheimatet sind. Sie werden als die primitivsten Vertreter der Untergattung *Euoenothera* betrachtet. Von diesem Verbreitungszentrum ausgehend, finden sich dann die am weitesten abgeleiteten komplexheterozygotischen Formen im Nordosten Nordamerikas. Übergangsformen vermitteln dazwischen.

Zahllose zytologische, bis zur Aufstellung der Chromosomenformeln durchgeführte Untersuchungen erbrachten das wichtige Ergebnis, daß es eine ursprüngliche Segmentanordnung der Chromosomen gibt, welche besonders für die homozygotischen Arten charakteristisch ist und sich als Relikt besonders häufig in einzelnen Chromosomen der abgeleiteten Formen wiederfindet; es ist die Anordnung

<sup>1</sup> Ob selektive Befruchtung (vgl. SCHWEMMLE) im Spiel ist, muß noch geprüft werden.

von <sup>h</sup>Johannsen (CLELAND, PREER und GECKLER 1950, S. 229): 1 · 2 3 · 4 5 · 6 7 · 10 8 · 9 11 · 12 13 · 14. Die Übereinstimmung in den Chromosomenformeln kann mit gewissen Einschränkungen als Maß für die Verwandtschaft verwendet werden (CLELAND und HAMMOND 1950, S. 58). Diese muß sich dann in der genischen Übereinstimmung äußern.

Unter Berücksichtigung der Zytologie, Genetik und geographischen Verbreitung können wir demnach versuchen, sowohl die Frage nach den Vorfahren der Art *Oe. suaveolens* als auch die nach der Verwandtschaft der einzelnen Sippen zu beantworten.

Daran, daß die überall in Europa verbreitete *Oe. biennis* die Mutter ist, kann wohl wegen der Übereinstimmung im *albicans*-Komplex nicht gezweifelt werden, zumal auch die Plastiden die gleichen sind. Die umgekehrte Möglichkeit hat weniger Wahrscheinlichkeit. Lediglich die Sippe Grado nimmt eine Ausnahmestellung ein (s. weiter unten).

Was die phylogenetische Stellung von *albicans* Standard betrifft, so sprechen die zytologischen Verhältnisse für ein starkes Abgeleitetsein, denn nur im 8 · 9-Chromosom besteht Übereinstimmung mit <sup>h</sup>Johannsen. *Albicans* Grado ist noch weitergehend abgeleitet und unterscheidet sich von den *albicans*-Komplexen der übrigen Sippen, soweit bisher zu erkennen, durch mehrere Translokationen. Die Genanalyse von *albicans* ist wie bei allen nur einzellenaktiven Komplexen erst sehr unvollkommen durchgeführt. Sie ist aber für phylogenetische Betrachtungen von Bedeutung, wie z. B. aus einem Vergleich von 8 · 9<sub>alb</sub> mit 8 · 9<sub>fla</sub> zu ersehen ist. Es kann jedoch erst bei Vorliegen eines größeren Vergleichsmaterials entschieden werden, welche Gene ursprünglichen und welche abgeleiteten Charakter haben. Vorläufig müssen wir uns mit der Feststellung begnügen, daß *albicans* von *flavens* genisch sehr verschieden ist und daß diese Verschiedenheit teilweise, nämlich im 8 · 9- und 2 · 3-Chromosom lokalisiert werden kann. Für *albicans* Grado erhebt sich insbesondere die Frage, wie weit die genische Übereinstimmung mit *albicans* Standard geht, woher die veränderten Bestandteile stammen und ob Positioneffekte bei der Veränderung eine Rolle spielen. Es ist wohl zweckmäßig, die bisher festgestellten Besonderheiten zusammenzufassen:

*Albicans* Grado vererbt kräftigen, hohen Wuchs, dichte, feine Behaarung, sehr kleine Blüten, und sattgrüne Laubfarbe in den Verbindungen mit *curvans* und *flectens*. Daß die Kleinblütigkeit bei der *suaveolens* Grado selbst ziemlich unterdrückt wird, ist die Wirkung eines Suppressors im 2-Ende von *flavens*. Dennoch verrät sich der Unterschied in den Anlagen für die Blütengröße durch eine gewisse Minusvariation der Kronblätter, wie wir sie bei den anderen Sippen nicht finden. Im übrigen sind die für *albicans* charakteristischen Gene *s*, *xa*, *k*, sowie *p*, *r*, *fl* und die Pollenletalelemente vorhanden.

Im Augenblick können wir nicht entscheiden, ob *albicans* Grado aus *albicans* Standard in Europa hervorgegangen ist oder ob der Komplex so eingeschleppt wurde, wie wir ihn jetzt vor uns haben.

Über den Vater der *Oe. suaveolens* können keine sicheren Angaben gemacht werden; doch wurde auf eine enge Verwandtschaft von *flavens* mit *acuens* mehrfach hingewiesen (GERHARD 1929, S. 288; HOEPPENER und RENNER 1929, S. 23). *Acuens* ist der (als comb. *ochracea*) homozygotisch lebensfähige Komplex der



*Oe. grandiflora*<sup>1</sup>, die DE VRIES bei Mobile in Alabama sammelte (DE VRIES 1912, S. 599). In Europa wurde sie wohl als Gartenflüchtling aus England bekannt (LEHMANN, S. 24). Die Wiege der *Oe. suaveolens* wird sich aber nach den geschichtlichen Angaben, die zu unsicher sind, wohl niemals ermitteln lassen.

Auf eine Verwandtschaft von *flavens* mit *acuens* weisen die Chromosomenformeln der *flavens*-Komplexe der Sippen Grado und Fünfkirchen hin. Sie stimmen mit *acuens* in der Segmentanordnung vollkommen überein (vgl. CLELAND 1935a, S. 468, 1935b S. 424). Die Komplexe sind außerdem als Vertreter des ursprünglichsten Typs der Endenanordnung zu betrachten, da sie sich von der Formel von <sup>h</sup>Johannsen (vgl. S. 204) nur durch eine Translokation unterscheiden.

Die genische Übereinstimmung von *flavens* und *acuens* scheint jedoch nicht so weit zu gehen, wie es für die Annahme einer direkten Abstammung des einen vom anderen notwendig wäre. Soweit aus der Literatur zu entnehmen ist (GERHARD 1929; CLELAND und OEHLKERS 1930; CLELAND 1937), bestehen trotz großer Übereinstimmung einige genische Differenzen zwischen *flavens* und *acuens*, z. B. im 3-Ende (*Mac*, *na*). Leider fehlt *Oe. grandiflora* in den derzeitigen Kulturen von Prof. RENNER, so daß ein genauer Vergleich sich nicht vornehmen läßt. Dieses Beispiel zeigt jedoch klar, daß letzten Endes der Vergleich des Genbestandes notwendig wird, wenn durch zytologische Untersuchung eine Orientierung im großen und ganzen erreicht ist.

Da die ungarischen Sippen und die Sippe Friedrichshagen regelmäßig *lutescens* abspalten, können ihre *flavens*-Komplexe als ziemlich ursprünglich gelten. Es ist jedoch nicht ganz ausgeschlossen, daß bei der einen oder anderen Sippe ein Letalfaktor sekundär wieder abgestoßen wurde, wie es das gelegentliche Auftreten von *lutescens* bei der Standardsippe veranschaulicht. Es konnte zudem festgestellt werden, daß die Letalfaktoren in *flavens* Standard und *flavens* Grado nicht identisch sind. Nimmt man noch die subletalen Defektgene bei den homozygotisch lebensfähigen *flavens*-Komplexen hinzu, so läßt sich eine Reihe aufstellen von den lebensfähigen *lutescens*-Formen zu dem verhältnismäßig kleinen *lutescens*-Embryo der Sippe Grado über den größeren der Sippe Standard. Von ersteren ist *lutescens* Fünfkirchen steril infolge Asyndese, außerdem setzt sich *flavens* Fünfkirchen in den Embryosäcken neben *albicans* weniger durch als die übrigen *flavens*-Komplexe. Verhältnismäßig vital und in bezug auf seinen Genbestand der primitivste *flavens*-Komplex ist *s-flavens* Friedrichshagen, weil er als *Oe. s-lutescens* Friedrichshagen lebensfähig und fertil ist. Leider konnte *Oe. lutescens* von Szeged nicht mehr geprüft werden. Der homozygotisch noch als Wildform existenzfähige Ahn war wahrscheinlich auch mit anderen Plastiden ausgestattet, die besser mit seinem Genom harmonierten. Das zeigen solche Fälle, wo *Oe. lutescens* mit anderen Plastiden kräftig ergrünzt.

Wie steht es nun mit der Verwandtschaft der *flavens*-Komplexe unserer *suaveolens*-Sippen untereinander?

<sup>1</sup> Wir dürfen gespannt sein auf die Ergebnisse, die die Bearbeitung der amerikanischen *grandiflora*-Gruppe durch STEINER und STINSON (CLELAND 1949, S. 184) bringen wird. Vielleicht tragen sie zur Klärung der Frage nach dem Vater der *Oe. suaveolens* bei. Da auch die Komplexe *rubens*, *gaudens* und *rigens* teilweise genische Verwandtschaft zu *flavens* und *acuens* aufweisen, ließen sich eventuell auch Gesichtspunkte zur Aufklärung der Abstammung dieser Komplexe gewinnen.

Der zytologische Vergleich der *flavens*-Komplexe zeigte bisher insofern Zusammenhänge, als eine Reihe besteht mit *flavens* Friedrichshagen an einem Ende, mit *flavens* Fünfkirchen und *flavens* Grado, die übereinstimmen, in der Mitte, und mit *flavens* Standard am anderen Ende. Jede der 3 verschiedenen Chromosomenformeln ist von der nächsten in der Reihe durch eine Translokation getrennt. Bei alleiniger Berücksichtigung der Chromosomenformeln wäre also die Ableitung von einer gemeinsamen Ausgangsform sehr einfach. Die geographische Verbreitung widerspräche dem nicht. Nimmt man jedoch den genischen Vergleich hinzu, so ergibt sich, daß die Bindeglieder zwischen den untersuchten Sippen fehlen.

Die fraglos adventive Sippe Friedrichshagen dürfte nach RENNER (1950, S. 132) von einer ungarischen Sippe abstammen. Das hat wegen der Lebensfähigkeit der *flavens*-Homozygoten viel Wahrscheinlichkeit für sich. Leider sind diejenigen ungarischen Sippen, die als die nächsten Verwandten in Betracht kommen können, verlorengegangen. Die Sippe Fünfkirchen kann nicht so eng mit der von Friedrichshagen verwandt sein, weil ihre *lutescens* steril ist. Auch die Sippen Grado und Standard (Fontainebleau) können kaum als Ahnen der übrigen gelten, da sie in *flavens* je einen Letalfaktor haben (es sei denn, dieser sei später abgestoßen worden). Da die Letalfaktoren nicht identisch sind — der eine liegt im 5 · 6-, der andere im 8 · 9-Chromosom —, sind diese beiden *flavens*-Komplexe auch nicht näher verwandt. Das deutet alles darauf hin, daß die Entwicklungsgeschichte der Art schon so lange andauert, daß der ursprüngliche, gemeinsame Ahn der *flavens*-Komplexe vielleicht bereits verschwunden ist. Dabei ist damit zu rechnen, daß eine Differenzierung der *flavens*-Komplexe bereits vor der Einschleppung nach Europa bestand, daß also *Oe. suaveolens* in Europa polyphyletischen Ursprungs ist (vgl. hierzu die Fußnote auf S. 205).

Bei den *albicans*-Komplexen konnte die Prüfung auf rezessive Gene nicht durchgeführt werden. Dazu müßte in langwierigen Kreuzungsexperimenten Stück für Stück der Komplexe homozygotisch realisiert und verglichen werden. Es sieht zwar so aus, als seien sie bis auf *albicans* Grado alle genisch identisch, zumal Übereinstimmung in der Chromosomenformel besteht. Das würde man aber auch bei den *flavens*-Komplexen annehmen, wenn man sie nicht homozygotisch realisieren könnte (vgl. *flavens* Grado und Fünfkirchen). Wir müssen deshalb damit rechnen, daß die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den *albicans*-Komplexen, die in der Chromosomenformel übereinstimmen, auch nicht enger sind als die zwischen den *flavens*-Komplexen.

*Albicans* Grado dagegen weicht sicher von den übrigen ab. Die zytologischen und genischen Unterschiede wurden bereits genannt. Sie erklären sich durch das Vorliegen mehrerer Translokationen. Die Herkunft der daran beteiligten Elemente ist noch nicht bekannt.

Die vergleichende Analyse der verschiedenen *suaveolens*-Sippen hat gezeigt, daß neben den geringen morphologischen Unterschieden eine größere Zahl von rezessiven Erbfaktoren die Sippen voneinander trennt. Ohne das Kreuzungsexperiment wären diese Unterschiede verborgen geblieben. Bei der Feststellung der letzten verwandtschaftlichen Zusammenhänge erwies sich die Verbindung des zytologischen mit dem genischen Vergleich als unbedingt notwendig.

Es ist ungewiß, ob wir die Vergangenheit der Bastardarten aufklären werden. Um aber die zukünftige Entwicklung der europäischen *Oenotheren*, deren Situation im Vergleich mit den amerikanischen Verhältnissen noch gut zu übersehen



ist, verfolgen zu können, ist es notwendig, die begonnene Bestandsaufnahme (RENNER 1942, 1950) weiterzuführen und zu vervollständigen, indem Floristen und Systematiker mit dem Genetiker zusammenarbeiten.

### Zusammenfassung der wesentlichen Ergebnisse.

Während *Oe. biennis* von RENNER in ganz Europa als gleichförmig befunden wurde, sind alle Herkünfte von *Oe. suaveolens* etwas verschieden. Unter den hier verglichenen Sippen weicht die von Grado habituell am weitesten ab. Die Sippen Standard (von Fontainebleau), Berlin-Friedrichshagen und Fünfkirchen sind einander ziemlich ähnlich. Sie werden einjährig 125—150 cm groß, die Sippe Grado dagegen 185 cm. Alle Sippen sind halbheterogam und entsprechen der Komplexformel *albicans*♀ · *flavens*♂♀. Die Komplexheterozygotie wird jedoch bei der Sippe Fünfkirchen durch Spaltung in der *xa-Xa*-Koppelungsgruppe durchbrochen.

Bei der Sippe Grado sterben die *lutescens*-Embryonen noch früher ab als bei der Sippe Standard und ergeben taube Samen. Die *flavens*-Homozygoten der Sippen Friedrichshagen, Szeged und Fünfkirchen sind lebensfähig.

Bei der Sippe Fünfkirchen werden etwa 2—3mal so viel *albicans*- wie *flavens*-Embryosäcke gebildet. Bei allen anderen Sippen ist das Verhältnis umgekehrt. Der Pollen besteht mindestens zur Hälfte aus inaktiven Körnern.

Die Meiosebindungen sind wie folgt: Sippe Grado 14, Sippe Friedrichshagen 2,12, Sippe Szeged 2,12, Sippe Fünfkirchen 2, 2,10 (Sippe Standard 2,12).

Die Formeln der *albicans*-Komplexe der Sippen Friedrichshagen, Szeged und Fünfkirchen sind höchstwahrscheinlich dieselben wie die von *albicans* Standard. Die Formel für *albicans* Grado weicht davon ab und ist noch nicht völlig aufgeklärt. Die Formeln der *flavens*-Komplexe weichen alle von *flavens* Standard ab. Sie lauten für *flavens* Fünfkirchen und *flavens* Grado  $1 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 5 \cdot 6 \cdot 7 \cdot 10 \cdot 8 \cdot 9 \cdot 11 \cdot 12 \cdot 13 \cdot 14$ , für *s-flavens* Friedrichshagen  $1 \cdot 4 \cdot 3 \cdot 2 \cdot 5 \cdot 6 \cdot 7 \cdot 10 \cdot 8 \cdot 11 \cdot 9 \cdot 12 \cdot 13 \cdot 14$ .

Von den bisher von *suaveolens* Standard bekannten Genen wurden in allen Sippen nachgewiesen:

- a) in *albicans*: *sulfurea*, *pil* (jetzt *xanthodermis*) und die Pollenletelemente;
- b) in *flavens*: *S*, *Mac*, *na*, *Su*, *Sp*, *def*.

Das *xanthodermis*(*xa*)-Merkmal beruht auf Anhäufung von Gerbstoff, oft in Klumpenform, in der Vakuole der Epidermiszellen. Mit *xa* gekoppelt ist ein Behaarungsfaktor *pil* (*pilosa*), der früher auch zur Kennzeichnung von *xa* gebraucht wurde.

Unter den Nachkommen aller Sippen befinden sich mitunter *sulfurea*- und *xa*-Crossover-Homozygoten. Die *sulfurea*-Varianten unterscheiden sich in der Größe des vom crossing-over erfaßten Chromosomenabschnittes, der die Gene *S*, *Mac*, *na* und *Rub* (für rote Stengelepidermis) umfassen kann. Während die *xa*-Variante von Grado durch crossing-over entstand, ist bei der Sippe Fünfkirchen das  $8 \cdot 9_{alb}$ -Chromosom homozygotisch geworden.

Die Sippen, welche ein Paar bilden, sind im  $1 \cdot 4$ -Chromosom homozygotisch, dasselbe gilt für die noch ein zweites Paar besitzende Sippe Fünfkirchen. Das zweite Paar besteht hier aus zwei genisch verschiedenen  $8 \cdot 9$ -Chromosomen, von denen das eine das *xa*-Chromosom von *albicans* ist.

Sowohl  $8 \cdot 9_{alb}$  wie  $8 \cdot 9_{lu}$  sind von großem Einfluß auf den Phänotypus. Mit *xa* gekoppelt ist in  $8 \cdot 9_{alb}$  ein Faktor *K*, der Kurztagempfindlichkeit bewirkt,

d.h. die Ausbildung von Rosetten mit kurzstieligen, kleineren Blättern im Kurztag. In *flavens* eingelagert, hebt das  $8 \cdot 9_{alb}$ -Chromosom das Ausbleichen der *suaveolens*-Plastiden in *lutescens*, *rubiflava* und *flavilaeta* auf. Homozygotisch setzt es die Größe und Vitalität herab.

In *albicans* eingelagert, hebt das  $8 \cdot 9_{fla}$ -Chromosom die Kurztagempfindlichkeit dieses Komplexes auf. In den Verbindungen mit *curvans* und *flectens* bewirkt es Ausbleichen der *suaveolens*-Plastiden (in etwas anderer Weise, als es schon für *lutescens* und *flavirubata* bekannt ist). Im übrigen ist das Ausbleichen im allgemeinen polygen bedingt.

Für alle *flavens*-Komplexe wurden geringe genische Unterschiede festgestellt: Der Letalfaktor von *flavens* Grado liegt in  $8 \cdot 9$ , nicht in  $5 \cdot 6$  wie bei *flavens* Standard. *Flavens* Friedrichshagen, Szeged und Fünfkirchen sind ohne Letalfaktor. *Flavens* Fünfkirchen besitzt ein rezessives Gen für *Asyndese*; infolge dieser Störung der Reduktionsteilung sind die *lutescens*-Typen der Sippe Fünfkirchen steril. Die Verschiebung des Häufigkeitsverhältnisses zwischen *albicans*- und *flavens*-Embryosäcken bei der Sippe Fünfkirchen beruht auf einer Abänderung des *flavens*-Komplexes.

Die *albicans*-Komplexe ließen wegen ihrer Polleninaktivität einen so genauen genischen Vergleich nicht zu. Immerhin ist deutlich geworden, daß *albicans* Grado kleinere Blüten aber stärkere Wüchsigkeit vererbt und im Gegensatz zu denen der anderen Sippen die Verbindungen mit *curvans* und *flectens* gut ergrünen läßt.

Die Plastiden erwiesen sich bei allen Sippen als identisch und mit denen der *Oe. biennis* gleich. Sie sind verschieden von den Plastiden der Arten *Oe. Hookeri*, *Lamarckiana*, *syrticola*, *atrovirens*, *ammophila*, *argillicola*, *silesiaca*, *parviflora*.

Die *albicans*-Komplexe der Sippen Standard, Friedrichshagen, Szeged und Fünfkirchen stimmen zytologisch und genisch untereinander und mit *albicans* von *Oe. biennis* so weit überein, daß es gerechtfertigt erscheint, die europäische *Oe. biennis* als Mutter dieser Sippen zu betrachten. *Albicans* Grado ist zwar genisch sicher mit den übrigen *albicans*-Komplexen nahe verwandt, es muß jedoch offen bleiben, ob der Komplex durch Translokationen aus dem *albicans*-Komplex der europäischen *Oe. biennis* hervorgegangen ist oder so eingeschleppt wurde, wie wir ihn vor uns haben.

Die Differenzen, die zwischen den *flavens*-Komplexen bestehen, sind verhältnismäßig gering. Als gemeinsamer Ahn käme ein Komplex in Frage, der dem Pollenkomplex *acuens* der *Oe. grandiflora* ähnlich ist. Mit *acuens* stimmen *flavens* Fünfkirchen und Grado in der Chromosomenformel überein. Es ist auch hier vorerst nicht zu entscheiden, ob die Differenzierung der Komplexe vor oder nach der Einschleppung nach Europa stattgefunden hat.

Anhangsweise wird ein Fall von Androgenesis mitgeteilt.

Die vollständigen Belege in Form von Kreuzungsprotokollen werden unter Nr. 1—236 bei der vollständigen Dissertation im Botanischen Institut der Universität München aufbewahrt. Auf Anforderung sind sie von dort zur Einsichtnahme erhältlich.

#### Literatur.

BAERECHE, M.: Zur Genetik und Zytologie von *Oenothera ammophila* FOCKE, *Bauri* BOEDIJN, *Beckeri* RENNER, *parviflora* L., *rubricaulis* KLEBAHN, *silesiaca* RENNER. *Flora* (Jena) 138, 57 (1944). — BLARINGHEM, L.: *L'Oenothera Lamarckiana* Seringe et les Oenothères

de la Forêt de Fontainebleau. Rev. gén. Bot. **25**, 35 (1914). — CATCHESIDE, D. G.: An asynaptic *Oenothera*. New Phytologist **38**, 323 (1939). — CLELAND, R. E.: Chromosome configurations in *Oenothera* (*grandiflora*  $\times$  *Lamarckiana*). Amer. Naturalist **69**, 466 (1935a). — Cyto-taxonomic studies on certain *Oenotheras* from California. Proc. Amer. Philos. Soc. **75**, 339 (1935b). — Species relationships in *Onagra*. Proc. Amer. Philos. Soc. **77**, 477 (1937). — Analysis of wild American races of *Oenothera*. Genetics **25**, 636 (1940). — Phylogenetic relationships in *Oenothera*. Proc. 8. Internat. Congr. Genet. (Suppl. Hereditas) 1949, S. 173. — CLELAND, R. E., and B. L. HAMMOND: An analysis of segmental arrangements in certain races of *Oenothera*. Ind. Univ. Publ. Sci. Ser. **16**, 10 (1950). — CLELAND, R. E., u. F. OEHLKERS: Erbllichkeit und Zytologie verschiedener *Oenotheren* und ihrer Kreuzungen. Jb. Bot. **73**, 1 (1930). — CLELAND, R. E., L. B. PREER and L. R. GECKLER: The nature and relationships of taxonomic entities in the North American *Euoenotheras*. Ind. Univ. Publ. Sci. Ser. **16**, 218 (1950). — FREUDENBERG, K.: Die Chemie der natürlichen Gerbstoffe. Berlin 1920. — GERHARD, K.: Genetische und zytologische Untersuchungen an *Oenothera grandiflora* AIT. Jena. Z. Naturwiss. **64**, 283 (1929). — HARTE, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen an spaltenden *Oenotheren*-Bastarden. Z. Vererbungslehre **82**, 495 (1948). — HIORTH, G.: Zur Kenntnis der Homozygoteneliminierung und der Pollenschlauchkonkurrenz bei *Oenothera*. Z. Vererbungslehre **83**, 171 (1927). — Über Hemmungssysteme bei *Godetia Whitneyi*. I. u. II. Z. Vererbungslehre **82**, 12, 276 (1948). — HOEFFNER, E., u. O. RENNER: Genetische und zytologische *Oenotheren*-Studien. I. Zur Kenntnis der *Oenothera ammophila* FOCKE. Z. Vererbungslehre **49**, 1 (1929). — LEHMANN, E.: Die Theorien der *Oenothera*-forschung. Jena 1922. — MILIČIĆ, D.: Zur Kenntnis der Phlobaphenkörper in Früchten einiger *Malus*-Arten. Protoplasma (Wien) **41**, 327 (1952). — MOLISCH, H.: Beiträge zur Mikrochemie der Pflanze. Nr 3. Über den braunen Farbstoff „goldgelber“ Weinbeeren. Ber. dtsh. bot. Ges. **34**, 69 (1916). — OEHLKERS, F.: Vererbungsversuche an *Oenotheren*. II. Z. Vererbungslehre **31**, 201 (1923). — PAECH, K.: Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1950. — RENNER, O.: Versuche über die gametische Konstitution der *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **18**, 121 (1917). — Die Scheckung der *Oenotheren*-bastarde. Biol. Zbl. **44**, 309 (1924). — Artbastarde bei Pflanzen. In Handbuch der Vererbungswissenschaft, Bd. II. Berlin 1929. — Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der *Oenotheren*. Flora (Jena) **127**, 215 (1933). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Bunttheit der Laubblätter. Flora (Jena) **130**, 218 (1936). — Über *Oenothera atrovirens* SH. et BARTL. und über somatische Konversion im Erbgang des *cruciata*-Merkmals der *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **74**, 91 (1938a). — Kurze Mitteilung über *Oenothera*. II. Zu den Chromosomenformeln der Komplexe *albicans*, *curvans*, *flectens*, *gaudens*, *rigens*. Flora (Jena) **132**, 319 (1938b). — Alte und neue *Oenotheren* in Norddeutschland. Feddes Repertorium Beih. 100 (Bornmüller-Festschrift), 94 (1938c). — Kurze Mitteilung über *Oenothera*. IV. Über die Beziehungen zwischen Heterogamie und Embryosackentwicklung und über diplarrhene Verbindungen. Flora (Jena) **134**, 145 (1940). — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen *Oenotheren*. Flora (Jena) **135**, 201 (1941/42). — Europäische Wildarten von *Oenothera*. I. Ber. dtsh. bot. Ges. **60**, 448 (1942). — Über das crossing-over bei *Oenothera*. Flora (Jena) **136**, 147 (1942/43). — Über die Entstehung homozygotischer Formen aus komplexheterozygotischen *Oenotheren*. II. Die Translokationshomozygoten. Z. Bot. **39**, 49 (1943). — Artbildung in der Gattung *Oenothera*. Naturwiss. **33**, 211 (1946). — Die zytologischen Grundlagen des crossing-over bei *Oenothera*. Z. Naturforsch. **3b**, 186 (1948). — Europäische Wildarten von *Oenothera*. II. Ber. dtsh. bot. Ges. **63**, 129 (1950). — RUDLOFF, C. F.: Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer *Oenotheren*. 1. Die Embryosackentwicklung und ihre Tendenzen. Z. Vererbungslehre **58**, 422 (1931). — Zur Polarisation in der Reduktionsteilung heterogamer *Oenotheren*. 2. Der *flavisubcurva*-Fall. I. Z. Vererbungslehre **65**, 147 (1933). — SCHNEIDER, A.: Über das Vorkommen gerbstoffartiger Kondensationsprodukte von Anthocyanidinen in den Samenschalen von *Pisum arvense*. Naturwiss. **39**, 452 (1952). — STÖTZER, W.: Vergleichende anatomische Untersuchungen an *Oenothera*-Arten und -Bastarden. Diss. Jena 1949. — STRASBURGER, E.: Das Botanische Praktikum, 7. Aufl. Jena 1923. — VRIES, H. DE: The evening primrose of Dixie Landing, Alabama. Science (Lancaster, Pa.), N. S. **36**, 599 (1912).

Dr. WILFRIED STUBBE, Botanisches Institut der Universität München.



Aus dem Institute of Animal Genetics, Edinburgh.

## TOTAL SEX-LINKAGE IN THE HOUSE MOUSE.

By

D. S. FALCONER\*.

With 1 figure in the text.

(Received 10th February 1953.)

### I. Introduction.

The extreme rarity of sex-linked genes in mammals, other than man, has often caused surprise, which may perhaps be justified in the case of the house mouse where the number of autosomal mutants known is already fairly large. GRÜNEBERG (1952), reviewing the lack of sex-linked genes in the mouse, writes (p. 491) "It is a peculiar fact that none of the known genes with morphological effects, now about seventy in number, is carried in the differential segment of the X-chromosome and thus sex-linked in the ordinary sense." Several reports of alleged sex-linkage are then mentioned and dismissed as unproved, and he continues "The only case of an ordinary sex-linked gene in the mouse (and indeed in any rodent) seems to be a histocompatibility gene reported by STRONG (1929). It becomes increasingly difficult to explain away the scarcity of sex-linked genes in rodents by an accident of sampling, particularly as sex-linked genes are more likely to be discovered than autosomal recessives. Perhaps the differential segment of the X-chromosome in rodents contains few genes other than those directly concerned with sex determination." Later HAUSCHKA, GOODWIN and BROWN (1951) observed anomalous sex-ratios which they claimed as indicative of a sex-linked lethal; but there were complications which render the case far from convincing. In addition, WRIGHT (1947) interpreted recombination exceeding 50% between sex and both waved-2 and shaker-2 as indicating that linkage group VII forms part of the pairing segment of the X-chromosome, but the anomaly is now thought to have another explanation (WRIGHT, quoted by MICHIE, 1952). The only well established case of sex-linkage in the mouse is therefore STRONG's histocompatibility gene. But this is of little use in genetic studies, and so the genetic properties of the sex-chromosome have remained almost completely unknown.

The position has recently, however, been much improved by the discovery—all within a short space of time—of four totally sex-linked genes with morphological effects, whose segregation can be readily studied. A preliminary report of *Tabby* (*Ta*) was given by FALCONER (1952), and of *Bent-tail* (*Bn*) by GARBER (1952a, b): these are both semi-dominant genes whose sex-linkage is satisfactorily proved by their segregation. FRASER, SOBEY and SPICER (1953) describe two mutants, *Brindled* and *Mottled*, which both produce more severe effects in males than in females. This sex-difference suggested that both genes might be sex-linked; but the hypothesis could not be tested since the mutant males are inviable, and there was the alternative possibility of a sex-limited lethality.

---

\* Agricultural Research Council Scientific Staff.

The purpose of the present paper is first to report fully the phenotypic effects and segregation of *Tabby*, and then to show, by means of tests with *Tabby*, that the hypothesis of the total sex-linkage of *Brindled* and *Mottled* is correct.

## II. *Tabby*.

### A. *Origin*.

*Tabby* arose by spontaneous mutation in a strain selected for large size on a low plane of nutrition (FALCONER and LATYSZEWSKI 1952). The mutant appeared first in a male; being borne on the X-chromosome, it must therefore have originated in the mother. The mother produced 20 normal sons in addition to the one mutant. The mutation was therefore limited to a small section of the gonad, or even to a single egg.

### B. *Description*.

a) *Hemizygous males and homozygous females*. The phenotypic effects of the gene are the same in hemizygous males and homozygous females (see fig. 1). These show a number of abnormalities affecting primarily the hair and skin, and resembling exactly those produced by the autosomal recessive *crinkled* (*cr*), (FALCONER, FRASER and KING 1951). The original *Tabby* male was at first thought to be a *crinkled* mouse, until the different genetic basis became apparent in the breeding results. The phenotypic resemblance between these two genes is remarkable for the exact parallelism of a complex series of pleiotropic effects; no point of difference between *Tabby* hemizygotes or homozygotes and *crinkled* homozygotes has been found. The following list of abnormalities included most of those found in *crinkled*; all these have been looked for and found also in *Tabby*:

(i) Embryos at 14-17 days of gestation lack the prominent hair follicles visible externally in normal embryos.

(ii) The mutants may be recognised a few days after birth by their thin skin and delayed pigmentation.

(iii) After the body hair has erupted, a conspicuous area of bare skin is left behind each ear.

(iv) The tail is nearly always quite devoid of hair and tail-rings, and it usually has a few sharp kinks at the tip.

(v) The texture of the coat is abnormal owing to the absence of guard-hairs and zig-zags.

(vi) Most agoutis show a dark dorsal stripe resulting from the absence of agouti-banding of the hairs in that region.

(vii) The post-orbital sinus follicle and vibrissa are absent, and there is usually one supra-orbital vibrissa in place of two.

(viii) The aperture of the eyelid is reduced in size.

(ix) Adults develop a respiratory disorder, "snuffling", caused by an accumulation of body hairs in the nasal cavities.

There are a few abnormalities of *crinkled* mice that can be seen only in sectioned material, such as the retarded development of the hair follicles and the absence of Meibomian glands from the eyelids, and these have not been looked for in *Tabby*. But there is no reason to think they would not also be found. The

detailed resemblance of these two pleiotropic genes will be discussed in a later section.

*b) Heterozygous females.* Females heterozygous for the gene show the characteristic transverse black markings which suggested the name "*Tabby*". In young mice these are rather broad irregular transverse bands and are conspicuous



Fig. 1. *Tabby* phenotypes. Left—normal. Centre—heterozygous female. Right—homozygous female or hemizygous male.

(see fig. 1). But when the second coat grows in the pattern changes, the bands becoming narrower and less conspicuous. The black markings are due to the absence of agouti bands in the hairs, and they are therefore visible as colour markings only in agouti mice. But there is also a structural effect, and this sometimes makes the markings faintly discernible in non-agouti and in albino animals. Examination of the hairs of heterozygotes shows that in the black regions guard-hairs are present as usual but zig-zags are scarce or may even be absent. Thus the heterozygote has regions of normal coat structure interspersed with regions showing much of the abnormality typical of the homozygote. In



the sense of being a mosaic, therefore, the heterozygote is intermediate between the normal and the homozygous mutant. The colour effect, however, seems to be much more marked in the abnormal regions of the heterozygote than it is in the homozygote.

In the embryonic stages heterozygotes show no external abnormality. Fourty-four embryos between 15 and 17 days were examined, from seven  $Ta/+$  ♀♀ mated to  $Ta/-$  ♂♂. Twenty-five homozygotes or hemizygotes without visible hair follicles were found, and nineteen normals among which no differences distinguishing heterozygous females from normal males could be seen. The coat structure of adult heterozygotes does not lead one to expect any abnormality in the follicles visible in embryos of this age, because these follicles are guard-hair follicles and guard-hairs are present even in the abnormal regions of adult heterozygotes.

There is some variability of expression in adult heterozygotes, extending from complete normality to the full homozygous expression, though the two extremes are very rare. Many heterozygotes have the hairs on tail and ears shorter than normal; a few have slight kinks at the tip of the tail when young; and a few have a coat structure typical of homozygotes, but in these the conspicuous *tabby* markings persist in the adult and there are hairs on the tail. Out of several hundred known heterozygotes examined one showed no *tabby* markings at any stage and was classified as phenotypically normal, though breeding tests showed her to be heterozygous; and one showed the full phenotype characteristic of homozygotes. This animal unfortunately failed to breed. "Overlapping" with the normal and the homozygous phenotype is, however, so rare that it does not seriously impair the accuracy of classification of heterozygotes.

*Tabby* males breed satisfactorily, but homozygous females are frequently sterile. Heterozygous females are fully fertile.

### C. Segregation.

The existence of two phenotypes in females but only one in males is itself strong presumptive evidence that *Tabby* is sex-linked with no homologue on the Y-chromosome. Total sex-linkage is fully confirmed by the segregation of

Table 1. Segregation of *Tabby*.

Parents		No. of matings	Progeny					Total
			♀ ♀			♂ ♂		
♀	♂		Ta/Ta	Ta/+	+/+	Ta/—	+/—	
+/+	Ta/—	9	1 <sup>1</sup>	47	0	0	55	103
Ta/Ta	+/—	4	0	10	0	12	0	22
Ta/+	+/—	15	0	103	107	84	84	378
Ta/+	Ta/—	10	60	64	0	61	69	254

<sup>1</sup> Presumed to be genotypically  $Ta/+$ .

*Tabby*, which is summarised in table 1. Males transmit *Tabby* to all their daughters but none of their sons; heterozygous females transmit it to half of their daughters and half of their sons; and homozygous females transmit it to all their progeny of both sexes. There is no indication of differential viability

prior to classification and, with the very rare exceptions mentioned above, the phenotype is diagnostic of the genotype.

#### *D. Interaction with crinkled.*

The remarkable similarity in the phenotypic effects of *Tabby* and the autosomal recessive *crinkled* (*cr*) raises the question whether *Tabby* could be actually the *crinkled* gene spontaneously translocated to the differential segment of the X-chromosome. This possibility is rendered unlikely by the absence of the semisterility usually found in translocation heterozygotes, and by the fact that *Tabby* differs from *crinkled* in being semi-dominant. An explanation of this difference would require an additional hypothesis such as a position effect.

Table 2. *Simultaneous segregation of Ta and cr from matings Ta/+ +/cr ♀ × +/— cr/cr ♂.*

Sex of progeny		Phenotype of progeny			Total
		+ +	Ta +	+ cr Ta cr	
♀♀	observed	5	3	7	15
	expected	3,75	3,75	7,5	
♂♂	observed	3	16		19
	expected	4,75	14,25		

Nevertheless the two genes were put together to see if they interact in any way: if they were identical genes an interaction would be expected in the  $F_1$ . A *Tabby* male was mated to two homozygous *crinkled* females. Seven daughters were examined all of which must have been double heterozygotes,  $Ta/+ +/cr$ . Four were agoutis, and these were all typical *Tabby* heterozygotes showing no effect of the single *crinkled* gene. The other three were non-agoutis in which the *tabby* markings could not be seen; they showed no trace of the *crinkled* phenotype. The two genes therefore do not interact in the double heterozygote, which provides further evidence against the translocation hypothesis. The interaction of *Tabby* with *crinkled* homozygotes was investigated by mating two of the doubly heterozygous females to *cr/cr* males. The phenotypes of the progeny are given in table 2. Among the females three classes were recognizable—*normal*, *Tabby* and *crinkled*; among the males there were only two classes—*normal* and “*Tabby-or-crinkled*”. No phenotype identifiable as the double mutant was observed in either sex. If the double mutant is viable it must therefore be presumed to be classed with the *crinkled* phenotype in females and the “*Tabby-or-crinkled*” phenotype in males. The numbers observed in each class, though too few to be conclusive, support this assumption; and there is no indication that the double mutant is inviable. It must therefore be tentatively concluded that *Tabby* and *crinkled* do not interact in any obvious way.

#### **III. Brindled and Mottled.**

A brief description of the two mutants *Brindled* and *Mottled* may usefully be given before the account of their segregations with *Tabby*. It is based on the paper by FRASER, SOBEY and SPICER (1953), supplemented by my own observations. When heterozygous in females the two genes produce similar effects and cannot be distinguished by phenotype. Over the whole coat there are diffuse areas of very lightly pigmented hairs, sometimes arranged in an irregular pattern of transverse bars reminiscent of the markings of *Tabby* heterozygotes. Another

effect of both genes, not mentioned by FRASER, SOBEY and SPICER, is the curling of the vibrissae, which allows classification to be made one or two days after birth. The curling of the vibrissae persists in the adult, but the hairs of the coat are not noticeably waved. Both the colour and the waving effects of *Brindled* are much stronger in males than in females. *Brindled* males are almost devoid of pigment except in the eyes and ears, and thus resemble Himalayan rabbits except that the body hairs are not quite white. The vibrissae are strongly curled and the hairs of the coat are also affected. Both genes are lethal in males; *Brindled* males all die when about two weeks old, but *Mottled* males all die before birth: (proof of this statement will be given below). *Brindled* segregates normally in heterozygous females, giving the usual 1:1 ratio of *Brindled* to *normal* in

Table 3. *Embryo counts in Mottled females.*

	Age of embryos in days			
	11	12	13 + 14	Total 12—14
No. of females . . . . .	5	5	2	7
Corpora lutea . . . . .	35	39	16	55
Resorbing implantation sites	2	1	0	1
Embryos <sup>1</sup>				
total . . . . .	36	39	16	55
live . . . . .	33	30	9	39
dead at 11 days . . . . .	3	9	7	16
% dead at 11 days . . . . .	8,3	23,1	43,7	29,1

<sup>1</sup> Excluding resorbing implantation sites.

both sexes, and the sex-ratio is normal. *Mottled*, on the other hand, segregates abnormally. There is a deficiency of *Mottled* female progeny and no *Mottled* males appear; the sex-ratio is also aberrant, males being deficient. The shortage of *Mottled* females was proved by FRASER, SOBEY and SPICER not to be due to normal-overlapping, and was attributed to prenatal mortality of some *Mottled* females. Likewise the aberrant sex-ratio and the absence of *Mottled* males was attributed to prenatal mortality of all *Mottled* males. The hypothesis of lethality was supported by the smaller litter-size of *Mottled* females when compared with their normal sibs.

The fate of the *Mottled* males has been further investigated by embryo counts in the following way. Twelve *Mottled* females, mated to unrelated normal males, were killed and dissected at different stages of pregnancy between 11 and 14 days. Counts were made of corpora lutea, resorbing implantation sites, and of live and dead embryos. The age of the embryos was timed by the vaginal plug and was confirmed by the stage of development of the live embryos (GRÜNEBERG 1943a). The numbers observed in each category are given in table 3. Resorbing implantation sites indicate the death of embryos at an early stage and are often present in normal pregnancies; only a few were found and they are considered to be unconnected with the fate of the *Mottled* males. The significant group is the "dead embryos". These formed a uniform group and had all died at the 11-day stage of development, without any obvious external abnormality. The frequency of these dead embryos (as a percentage of the total excluding resorbing implantation sites) increased from 8,3% at 11 days to 23,1% at 12 days; this shows that



the deaths took place at about 11 days, which corresponds with the state of development of the dead embryos. The frequency of 23% at 12 days agrees well with the expected frequency of 25% if these dead embryos were the *Mottled* males. The higher frequency of 43.7% found at 13 and 14 days is based on small numbers and does not differ significantly from 25%.

The identification of dead embryos with a particular genotype needs caution (GRÜNEBERG 1952, p. 171), and in this case not all the criteria insisted on by GRÜNEBERG have been met. But when the embryo counts are considered in conjunction with the evidence from segregation, sex-ratio, and litter-size the conclusion that *Mottled* males die at about 11 days of prenatal life is beyond reasonable doubt.

FRASER, SOBEY and SPICER (1953) did not regard the single-gene basis of *Mottled* as fully proved by them, because the cause of the aberrant segregation and sex-ratio was not firmly established. Knowledge of the fate of the missing *Mottled* males, however, removes the doubt and makes it clear that *Mottled* is, like *Brindled*, determined by a single gene. The symbol *Mo* will be used for *Mottled* and *Br* for *Brindled*.

#### IV. Linkage of *Brindled* and *Mottled* with *Tabby*.

*Brindled* females and *Mottled* females were mated to *Tabby* males in order to provide the doubly heterozygous females, *Br*+/*+**Ta* and *Mo*+/*+**Ta*, required for testing the joint segregations. It was found that *Tabby* when heterozygous could not be recognized with certainty in the presence of *Brindled* or of *Mottled*. The doubly heterozygous females were therefore mated to *Tabby* males in order that the *Tabby* segregation in the female progeny should be between *Ta*/*Ta* and *Ta*/*+*. This rendered all four genotypic combinations phenotypically distinguishable in both sexes. Data were obtained from ten such matings giving the *Br*/*Ta* segregation, and ten giving the *Mo*/*Ta* segregation. In addition one *Br*+/*+**Ta* and two *Mo*+/*+**Ta* heterozygotes were mated to normal males. The *Brindled* and *Mottled* female progeny of these matings could not be classified for *Tabby* except by breeding tests, of which only a few were made.

The data from all matings are summarised in table 4. Close linkage is apparent of both *Brindled* and *Mottled* with *Tabby*. The observed recombination frequencies are given in table 5, with the limits of sampling error at the 5% probability level. Data of segregation in coupling could not be obtained because none of the very rare coupling heterozygotes survived. The estimates of recombi-

Table 4. Joint segregation of *Tabby* with *Brindled* and with *Mottled*, in repulsion double backcrosses.

Parents		Progeny								Total
		♀♀				♂♂				
♀	♂	Br or Mo			+		Br or Mo		+	
		Ta	+	?	Ta	+	Ta	+	Ta	+
Br +/+ Ta	++/-	0	3 <sup>1</sup>	1	5	1	0	6	8	0
Br +/+ Ta	+ Ta/-	2	56	0	35	1	2	46	45	1
Mo +/+ Ta	++/-	0	1 <sup>1</sup>	12	16	0	—	—	23	1
Mo +/+ Ta	+ Ta/-	1	32	0	44	4	—	—	48	1

<sup>1</sup> Genotype proved by breeding.

nation are therefore subject to possible error through misclassification of *Ta*/+ ♀♀ and through the death of the recombinant double mutants before classification. There is, however, little indication that these errors were serious, since the two recombinant classes appear with nearly equal frequencies, and the female progeny agree well with the male, in which there is little possibility of misclassification.

These observations, therefore, prove that *Brindled* and *Mottled* are both sex-linked, and that they lie at approximately equal distances of about 4 units from *Tabby*. But whether they lie on the same or opposite sides of *Tabby* cannot be determined from these data alone.

It is customary to number the linkage groups of the mouse in the order in which they are discovered, but if this custom were followed with the sex-linked group confusion might arise. It seems better therefore to designate the sexlinked group no. XX. This has the added convenience that the number agrees with SLIZYNSKIS (1949) map of the cytological chromosomes in which the sex chromosome is no. 20.

Table 5. Observed recombination of *Tabby* with *Brindled* and with *Mottled*.

Gene	Total classified	Recombinants	Recombination frequency %	5 % fiducial limits <sup>1</sup> %
<i>Br</i> . . .	211	7	3.3	1.3—6.8
<i>Mo</i> . . .	171	7	4.1	1.7—8.4

<sup>1</sup> From FISHER and YATES (1943) Table VIII<sub>1</sub>.

## V. Discussion.

### A. The "crinkled-*Tabby*" syndrome.

The remarkable identity of the phenotypic effects of the two genes *crinkled* and *Tabby* calls for some comment. Several groups of "mimic" genes are known in the mouse, but none shows the extensive pleiotropy of this syndrome, which is reproduced in all its details by the two genes. (The coincidence that the two mutants arose in the same laboratory, though irrelevant, is scarcely less remarkable.) A detailed study of the development of the *crinkled* syndrome (FALCONER, FRASER and KING 1951) showed that most of the pleiotropic effects could be traced back in their causation to the failure of hair-follicle development between 12½ and 17 days of embryonic life and again immediately after birth. It was therefore concluded that the mode of action of this gene is in accordance with the principle of the "unity of gene action" (GRÜNEBERG 1943b). The perfection with which *Tabby* reproduces the whole syndrome argues forcibly in support of this conclusion. It is almost inconceivable that so exact and complicated a resemblance would result if the various pleiotropic effects were produced by local actions of the genes in the tissues affected, unless the two genes were in every respect identical. But complete identity seems to be excluded by the fact that a normal allele at one locus does not "cover" mutant genes at the other, and by the absence of an interaction in the double heterozygote. One must therefore conclude that the whole syndrome results from a single developmental defect, first seen in the suppression of follicle formation. Though the two genes produce the same primary defect of development it is unlikely that they have the same primary action. One may suppose that each controls a different step in a sequence of processes whose failure at any point gives rise to the developmental defect responsible for the syndrome.

*B. The sex-chromosome.*

Knowledge of the sex-chromosome comes from two sources: cytology and genetics. The cytological evidence about mice, which is reviewed by GRÜNEBERG (1952, p. 472), shows clearly that the male is the heterogametic sex, but it provides little further information that is not disputed. The genetical evidence, hitherto almost completely lacking, is now more informative. Male heterogamety was proved by STRONGS (1929) histocompatibility gene, and is confirmed by the three genes described in this paper as well as by GARBERS (1952) *Bent-tail*. The identity of phenotype of  $Ta/Ta$  ♀♀ and  $Ta/-$  ♂♂ shows that this locus has no counterpart on the Y-chromosome; and the sex-difference in the effects of *Br* and *Mo* suggests that the same is true of these loci. A differential segment of the X-chromosome with no homologous genes on the Y is thus proved to exist. Finally, crossing-over is proved to take place within the differential segment in females. As to the existence of a pairing segment and partial sex-linkage, about which cytologists disagree, there is no further evidence. *Tabby*, being totally sex-linked, merely acts as an additional marker for sex. Its only value in this connection is that it could be used to mark the sex-determining segment in females. Thus with its help tests of partial sex-linkage could be made with segregating females.

Now that four totally sex-linked genes with morphological effects are known in the mouse there is no longer any reason to question the randomness of the distribution of such genes between the X-chromosome and the autosomes.

There is a curious point of resemblance between the three sex-linked genes described in this paper, which is shared also by the sex-linked *yellow* in cats (refs. in SEARLE 1949). All these genes have mosaic heterozygotes; and no sex-linked gene affecting the integument is known that does not have a mosaic heterozygote. This resemblance may be purely fortuitous but it is nevertheless worth pointing out.

**VI. Summary.**

1. A totally sex-linked gene, *Tabby* (*Ta*), in the house mouse is described. It is semi-dominant in females. Mutant males resemble homozygous females, which shows that there is no homologue on the Y-chromosome.

2. Heterozygous females have transverse black markings, visible only in agoutis. Homozygous females and hemizygous males have a number of defects exactly resembling those produced by the autosomal recessive *crinkled*.

3. *Brindled* and *Mottled* are shown also to be totally sex-linked, by means of linkage tests with *Tabby* in doubly heterozygous females. Both *Brindled* and *Mottled* recombine with *Tabby* with a frequency of about 4%. This proves that crossing-over takes place in the differential segment of the X-chromosome in females.

**Zusammenfassung.**

1. *Tabby* (*Ta*) ist ein völlig geschlechtsgebundenes Gen in der Hausmaus. In Weibchen zeigt es unvollkommene Dominanz. Männchen mit dieser Mutante gleichen homozygoten Weibchen, ein Beweis, daß das Y-Chromosom kein homologes Gen enthält.



2. Heterozygote Weibchen haben schwarze Querstreifen, die nur auf Agouti-Hintergrund erkennbar sind. Homozygote Weibchen und hemizygoten Männchen zeigen eine Anzahl von Abnormitäten, die genau den von dem recessiven Autosomalfaktor *crinkled* hervorgerufenen gleichen.

3. *Brindled* und *Mottled* sind gleichfalls völlig geschlechtsgebunden; das geht hervor aus Koppelungsversuchen mit Weibchen, die heterozygot für *Tabby* und eines dieser Gene sind. Sowohl *Brindled* und *Mottled* haben *Tabby* gegenüber eine Rekombinationshäufigkeit von ungefähr 4%. Das beweist das Vorkommen von crossing-over in dem Differentialsegment des X-Chromosoms in Weibchen.

### Acknowledgements.

I am indebted to Dr. T. C. CARTER and Dr. H. GRÜNEBERG for reading the manuscript and making valuable comments. The first *Tabby* mouse was discovered by Miss DOREEN GLEN, to whom I am indebted also for subsequent technical assistance.

### Literature cited.

FALCONER, D. S.: A totally sex-linked gene in the house mouse. *Nature* (Lond.) **169**, 664 (1952). — FALCONER, D. S., A. S. FRASER and J. W. B. KING: The genetics and development of "*crinkled*", a new mutant in the house mouse. *J. Genet.* **50**, 324 (1951). — FALCONER, D. S., and M. LATYSZEWSKI: The environment in relation to selection for size in mice. *J. Genet.* **51**, 67 (1952). — FISHER, R. A., and F. YATES: *Statistical Tables*, 3. Aufl. Edinburgh 1948. — FRASER, A. S., S. SOBEY and C. C. SPICER: *Mottled*, a sex-modified lethal in the house mouse. *J. Genet.* **51**, 217 (1953). — GARBER, E. D.: A dominant, sex-linked mutation in the house mouse. *Science* (Lancaster, Pa.) **116**, 89 (1952a). — "*Bent-tail*", a dominant, sex-linked mutation in the mouse. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* **38**, 876 (1952b). — GRÜNEBERG, H.: The development of some external features in mouse embryos. *J. Hered.* **34**, 89 (1943a). — Congenital hydrocephalus in the mouse, a case of spurious pleiotropism. *J. Genet.* **45**, 1 (1943b). — *The Genetics of the Mouse*, 2. Aufl. The Hague 1952. — HAUSCHKA, T. S., M. B. GOODWIN and E. BROWN: Evidence for a sex-linked lethal in the house mouse. *Genetics* **36**, 235 (1951). — MICHIE, D.: A new linkage in the house mouse: *vestigial* and *Rex*. *Nature* (Lond.) **170**, 585 (1952). — SEARLE, A. G.: Gene frequencies in London's cats. *J. Genet.* **49**, 214 (1949). — SLIZYNSKI, B. M.: A preliminary pachytene chromosome map of the house mouse. *J. Genet.* **49**, 242 (1949). — STRONG, L. C.: Transplantation studies on tumors arising spontaneously in heterozygous individuals. *J. Canc. Res.* **13**, 103 (1929). — WRIGHT, M. E.: Two sex-linkages in the house mouse, with unusual recombination values. *Heredity* (Lond.) **1**, 349 (1947).

Dr. D. S. FALCONER, Institute of Animal Genetics,  
West Mains Road, Edinburgh 9, Scotland.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg.

## ZYTOGENETISCHE UNTERSUCHUNGEN AN DEN *BAS*- UND *EL*-KOPPELUNGSGRUPPEN VON *ANTIRRHINUM MAJUS*\*

Von

MARGOT LAURITZEN.

Mit 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 30. Januar 1953.)

### A. Einleitung.

In der Reihe der Arbeiten „Meiosis und crossing-over“ wird das Ziel verfolgt, die Erfahrungen über die Abhängigkeit des genetischen crossing-over von zytologischen Vorgängen in der Meiosis zu erweitern. Das Problem fand seine erste Bearbeitung auf rein entwicklungsphysiologischer Grundlage, indem CREIGHTON und MCCLINTOCK (1931) und STERN (1931) nachwiesen, daß die veränderte Struktur ihres Materials — *Zea Mays* und *Drosophila* — mit der Auswechslung von Chromosomenstücken in Einklang zu bringen war. Da die Grundlage für diese Untersuchungen durch die heteromorphe Struktur der Chromosomen ermöglicht war und einen günstig gelegenen Sonderfall darstellte, bedurfte es für erweiterte Untersuchungen einer anderen Methodik, um den Nachweis der Identität von Chromosomenumbau und crossing-over zu erbringen. Der neue Weg wurde in den Arbeiten zur Physiologie der Meiosis eingeschlagen, welche die Grundlagen erforschten, die für die Chiasmenbildung verantwortlich zu machen sind. Bereits 1937 wies OEHLKERS auf die Konsequenzen hin, die aus den Erfahrungen dieser Arbeiten zu ziehen sind, und zeigte damit die Richtung für die Arbeiten an, die auf entwicklungsphysiologischer Basis die Chiasmenhäufigkeit beeinflussen und als Effekt dieser Beeinflussung die crossing-over-Häufigkeit beachten und jener zur Seite stellen. Für den zytologischen Teil dieser Arbeiten stellt der Endbindungswert eine einfache Methode dar, die Chiasmenhäufigkeit zu beurteilen (OEHLKERS 1935). Die crossing-over-Häufigkeit wird an Hand von Rückkreuzungen zwischen heterozygoten und homozygot rezessiven Pflanzen ermittelt. Das erste Ergebnis dieser Paralleluntersuchungen konnte von OEHLKERS (1938) an *Oenothera* aufgewiesen werden. Es zeigte eindeutig die gleichsinnige Veränderung von Chiasmen- und crossing-over-Häufigkeit. Dieser Untersuchung schlossen sich Arbeiten von ERNST (1938 und 1939) an *Antirrhinum* und von OEHLKERS (1940) und HARTE (1942) gleichfalls an *Oenothera* an. Nachdem ERNST bereits an Hand seiner Zahlen nachweisen konnte, daß für den von ihm beobachteten Chromosomenabschnitt keine lineare Abhängigkeit des crossing-over von der Chiasmenhäufigkeit bestand, fiel der Befund von HARTE ins Gewicht, der den eindeutigen Mangel einer Abhängigkeit für ein einzelnes Chromosom feststellte. Damit wurde die Aufmerksamkeit wieder auf bestimmte Chromosomen bzw. Chromosomenabschnitte

\* Auszug aus einer Dissertation der Naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i. Br. Ich danke Herrn Prof. OEHLKERS für die Überlassung des Themas, Frau Prof. HARTE für ihre Mithilfe und Prof. RUDOLF für die Möglichkeit, in Müncheberg meine Kulturen anbauen zu können.

gelenkt. In der vorliegenden Arbeit erfährt vor allem das *el*-Chromosom von *Antirrhinum majus* eine zytologisch-genetische Bearbeitung.

## B. Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden an *Antirrhinum majus* durchgeführt an 9 Faktoren aus 2 Koppelungsgruppen: *cinninata* (*cin*), *glauca* (*glau*), *myrtifolia* (*myr*) aus der *Bas*-Gruppe, *eluta* (*el*, früher *Unicolor*), *compacta* (*comp*), *dichotoma* (*dich*), *Divaricata* (*Div*, früher *Analata*), *serpentina* (*serp*), *pallida-tincta* (*pal<sub>tin</sub>*) aus der *el*-Gruppe. Die Bezeichnung der Faktoren erfolgte nach STUBBE (1941) sowie nach KUCKUCK und SCHICK (1930) und SCHICK und KUCKUCK (1932, 1934). Die Lage der einzelnen Gene in der *el*-Gruppe wurde von KUCKUCK (1938) bestimmt. Die homozygoten Ausgangsformen von verschiedenen Kombinationen dieser Gene wurden vom K.W.I. für Züchtungsforschung in Müncheberg freundlicherweise zur Verfügung gestellt, wofür auch an dieser Stelle bestens gedankt sei. Die Bastarde wurden durch Kreuzung mit der Sippe 50 hergestellt, ein weiterer stammt aus der Kreuzung *dich Div pal<sub>tin</sub> × el Div serp*. Die verwendeten Heterozygoten hatten folgende Konstitution: *cin myr/++*, *cin glau/++*, *dich Div pal<sub>tin</sub>/+++*, *serp Div el/+++*, *el comp/++*, *el dich serp/+++*, *el serp/++*, *dich pal<sub>tin</sub> serp/+++*.

Mit den meisten Formen wurden nur die zytologischen Untersuchungen durchgeführt. Für die genetischen Parallelversuche kamen die 4 letzten Bastarde zur Verwendung. Die Gene *el* und *serp* liegen nahe den Enden der Koppelungsgruppe, so daß damit der größte Teil des Chromosoms erfaßt wird. Diese Strecke wird von *dich* und *pal* in 3 Abschnitte unterteilt, von denen jeder eine Länge besitzt, auf der mit einem doppelten Austausch nicht zu rechnen ist. Die Kombinationen erlauben Zwei- und Dreipunktversuche, aus denen der doppelte Austausch auf der Gesamtstrecke errechnet werden kann.

Ein Teil der F<sub>1</sub>-Pflanzen wurde für die zytologischen Untersuchungen behandelt und ihre Knospen nach Versuchsabschluß fixiert. Ein anderer Teil wurde weiter kultiviert und mit dem Pollen aller Blüten auf Mehrfach-Rezessive gekreuzt, um an der Nachkommenschaft die crossing-over-Werte festzustellen. Von jedem Versuch gelangten mindestens 4–5 Infloreszenzen mit je 5–6 aufeinanderfolgenden Knospen zur Kreuzung. Die Versuche wurden 1942/43 im Botanischen Institut in Freiburg durchgeführt, die Aufzucht der Nachkommen erfolgte dort und im K.W.I. für Züchtungsforschung in Müncheberg. Die Auswahl der Versuchsbedingungen richtete sich nach den Erfahrungen, die in den Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis gemacht waren (OEHLKERS 1935/36, 1936/37, STRAUB 1936/37, 1938, KISCH 1937b, WIEBALCK 1940, ERNST 1938, 1939).

**Trockenversuche.** Die Pflanzen wurden nach guter Durchfeuchtung der Erde (Regen oder starkes Gießen) 4 Tage lang im Gewächshaus trocken gestellt. Längere Versuchsdauer wurde nicht vertragen. Nach Beendigung wurden die Knospen fixiert, bzw. die Pflanzen wieder normal kultiviert bis zum Öffnen der Blüten, die für die Kreuzung bestimmt waren.

**Naßversuche.** Die Pflanzen wurden täglich wiederholt gegossen und standen in Untersätzen, die ständig mit Wasser gefüllt waren. Versuchsdauer ebenfalls 4 Tage, dann Fixierung oder normale Behandlung bis zur Blüte.

Zur Kontrolle, ob durch die Versuchsbedingungen wesentliche Veränderungen des Wassergehaltes erzielt worden waren, wurden Trockengewichtsbestimmungen durchgeführt, mit normalen Freilandpflanzen als Kontrollen. Die Ergebnisse sind in Tabelle I dargestellt. Die Streuung zwischen den 10 Infloreszenzen, die für jede Bestimmung verwendet wurden, war minimal. In den Trockenpflanzen war während des Versuchs eine Verminderung des Wassergehalts um 6% erfolgt, während dieser bei den Pflanzen des Naßversuchs nicht über das Normalmaß der Freilandpflanzen anstieg. Nach Versuchsende war in 2 Tagen der Ausgangswert wieder erreicht.

**Temperaturschockversuche.** Zur Erweiterung der Versuche von ERNST (1938, 1939) diente eine Versuchsreihe mit Temperaturschock durch 24stündige Einwirkung von 10°. Während der Behandlung standen die Pflanzen im Kältethermostat des Botanischen Instituts. Nach den Erfahrungen von ERNST über das Abklingen des Schocks ist bei einer Dauer der Einwirkung von nur 1 Tag vor allem mit der Wirkung der beiden Temperaturschocks beim Einbringen in die Kältekammer und zurück in die Normaltemperatur zu rechnen und nicht mit der Wirkung der konstanten Temperatur.



Tabelle 1. Übersicht über den Wassergehalt, den Infloreszenzen der Trockenversuche, Naßversuche und Freilandkultur während der Behandlungs- und Nachbehandlungszeit der ersteren aufwiesen.

	Zeit der Wägungen		Wassergehalt, ausgedrückt in Prozenten des Frischgewichtes		
			Freiland- kultur	Trocken- versuche	Naß- versuche
1.	28. 7.	15 <sup>00</sup>	84,37		
2.		21 <sup>00</sup>	84,64	84,73	84,65
3.	29. 7.	21 <sup>00</sup>	84,17	85,14	84,23
4.	30. 7.	20 <sup>45</sup>	84,23	84,43	84,50
5.	31. 7.	20 <sup>45</sup>	83,50	80,94	83,77
6.	1. 8.	17 <sup>00</sup>	82,08	78,28	83,00
7.		20 <sup>00*</sup>	83,41	81,60	84,17
8.	2. 8.	20 <sup>00</sup>	81,94	81,48	81,86
9.	3. 8.	21 <sup>30</sup>		85,03	

Die Wägungszeiten der Trockenversuche liegen 45 min später, die der Naßversuche 1 Std 45 min später. Am 1. 8. nach 17<sup>00</sup> Uhr (\*) wurden die Pflanzen der Trockenkultur wiederholt gegossen.

C. Experimenteller Teil.

I. Zytologische Ergebnisse.

a) Der Bindungszustand der Chromosomen in der Meiosis.

Bei *Antirrhinum* erfolgt in der Meiosis eine vollständige Terminalisation der Chiasmen, so daß bei der allein möglichen Untersuchung in der Diakinese nur der Zustand der Endbindungen zwischen den Chromosomenpaaren festzustellen

Ta-

	Faktorenkombinationen	Freiland 1942			Freiland 1943			Trocken-				
		Datum des Ver- suchs- beginns	Endbindungs- wert		$\sigma$	Datum des Ver- suchs- beginns	Endbin- dungswert		$\sigma$	Datum des Ver- suchs- beginns	Endbindungs- wert	
			$M \% \pm m \%$				$M \% \pm m \%$				$M \% \pm m \%$	
1.	$\frac{cin\ myr}{+cin\ +myr}$	17. 6.	5,16	0,38	0,87					17. 6.	7,69	0,62
2.	$\frac{cin\ glau}{+cin\ +glau}$	24. 6.	3,39	0,37	0,70					12. 6.	9,63	0,50
3.	$\frac{dich\ Div\ paltin}{+dich\ +Div\ +paltin}$	12. 6.	4,75	0,45	0,72					25. 6.	6,06	0,56
4.	$\frac{el\ Div\ serp}{+el\ +Div\ +serp}$	12. 6.	3,75	0,46	0,75					11. 6.	8,81	0,44
5.	$\frac{el\ dich\ serp}{+el\ +dich\ +serp}$	12. 6.	6,44	0,45	0,82	2. 7.	3,63	0,46	0,74	11. 6.	8,00	0,60
6.	$\frac{el\ comp}{+el\ +comp}$	12. 6.	4,50	0,45	0,72					25. 6.	10,71	0,57
7.	$\frac{el\ serp}{+el\ +serp}$	13. 6.	7,75	0,46	1,04	1. 7.	4,25	0,48	0,76	13. 6.	8,56	0,49
8.	$\frac{dich\ paltin\ serp}{+dich\ +paltin\ +serp}$	22. 8.	10,19	0,70	1,12	1. 7.	4,88	0,54	0,87	13. 6.	9,97	0,50
9.	$\frac{+dich\ +paltin\ serp}{dich\ paltin\ +serp}$	25. 6.	2,44	0,28	0,63	21. 6.	2,94	0,46	0,73	17. 6.	11,50	0,79
10.	Sippe 50					2. 7.	4,44	0,54	0,87			

ist. Wie bereits von OEHLKERS (1935) dargelegt wurde, kann die Häufigkeit der Endbindungen als Maß für die Chiasmenbildung gewertet werden. Die Tabelle 2 gibt eine Übersicht über die Endbindungswerte, die bei den Untersuchungen gefunden wurden. Die Einteilung der Tabelle ergab sich aus den verschiedenen Faktorenkombinationen und den einzelnen Versuchsgruppen. Weiter sind das Anfangsdatum eines jeden Versuchs und die Differenzen zwischen den Werten aufgenommen. Als Bezugswerte wurden einmal die Freilandwerte desselben Datums und daneben die Ergebnisse der Temperaturschockversuche gewählt. Die Berechnung der Differenzen, der Streuung und des mittleren Fehlers  $m\%$  erfolgte nach denselben Formeln, wie sie von ERNST (1938) verwendet wurden.

1. Die Endbindungswerte der Freilandpflanzen. Die Freilandwerte des Sommers 1942 wurden für alle Gruppen festgestellt. Das Datum bedeutet hier den Fixierungstag, der für die einzelnen Faktorenkombinationen verschieden war. Der geringste Bindungsausfall wurde in der Gruppe *dich pal + serp*/*+ dich + pal serp* mit 2,44% gefunden. Die meisten Heterozygoten zeigen Werte, die nur wenig höher liegen. Die Kombination *el dich serp*/*+++* zeigt mit 6,44% einen wesentlich höheren Bindungsausfall. Noch extremere Werte finden sich bei *el serp*/*++* und *dich pal serp*/*+++*. Die Prüfung der Homogenität der einzelnen Werte mit dem  $\chi^2$ -Test ergab  $P = 0,01$ . Der Bindungsausfall bei den Freilandfixierungen ist demnach nicht als homogen zu bezeichnen, so daß kein Durchschnittswert daraus zu ermitteln ist. Im Sommer 1943 wurden die Freilandfixierungen wiederholt, die durch besonders niedrige oder sehr hohe Werte aufgefallen waren, zusammen mit der Standardform S 50. Die 5 Werte zeigen so geringe Differenzen, daß ein statistisch gesicherter Unterschied nicht vorliegt. Wenn die Extremwerte des Jahres 1942 durch die der Wiederholung von 1943 ersetzt werden, so ergibt sich insgesamt eine gute Übereinstimmung des Bindungsausfalls bei allen

le 2.

Versuche			Naßversuche						Temperaturschockversuche					
$\sigma$	Diff $m$ Diff bezogen auf		Datum des Ver- suchs- beginns	Endbin- dungswert		$\sigma$	Diff $m$ Diff bezogen auf		Datum des Ver- suchs- beginns	Endbindungs- wert		$\sigma$	Diff $m$ Diff bezogen auf	
	Frl. 42	Temp.- schock.					Frl. 42	Temp.- schock.					Frl. 42	
0,99	3,47	3,36	17. 6.	7,91	0,45	1,02	4,68	3,47	17. 6.	11,00	0,77	1,23	6,79	
1,13	7,66	3,54	12. 6.	9,41	0,46	1,04	7,67	3,94	25. 6.	11,25	0,55	1,24	16,91	
0,89	5,74	6,76	11. 6.	6,31	0,60	0,96	2,08	6,17	25. 6.	11,06	0,48	1,09	15,39	
1,00	7,91	1,07	11. 6.	8,28	0,47	1,05	6,86	1,68	22. 6.	9,69	0,69	1,10		
0,96	2,08	4,39	11. 6.	8,44	0,60	0,95	2,67	3,84	22. 6.	11,47	0,51	1,16		
1,12	12,92	1,62	25. 6.	9,13	0,65	1,05	9,42	—	7. 7.	11,94	0,50	1,17		
1,11	1,21	3,47	14. 7.	9,91	0,48	1,09	—	1,64	25. 6.	11,06	0,53	1,19	14,37	
1,14	3,27	2,06	17. 6.	8,88	0,65	1,04	4,96	3,07	24. 6.	11,43	0,51	1,16	12,76	
1,27	7,20	—	13. 7.	8,03	0,56	1,26	0,39	—	23. 6.	8,56	0,86	1,38	5,50	

untersuchten Kombinationen mit  $P = 0,2-0,1$ . Der Durchschnitt aus den homogenen Freilandwerten errechnet sich daraus mit  $4,23 \pm 0,13\%$ . Für den Vergleich zwischen den Versuchen ist dieser Mittelwert nicht zu verwenden. Hierfür wird in jedem Fall der Freilandwert der betreffenden Kombination im Versuchsjahr herangezogen.

2. Die Endbindungswerte aus den Trockenversuchen. Bei der Trockenbehandlung fand sich der niedrigste Wert bei *dich pal Div*/+++ mit 6,06%. Die Werte aller übrigen Kombinationen liegen, wie aus der Tabelle ersichtlich ist, weit darüber. Der höchste Wert wurde bei *dich pal serp*/+++ mit 11,5% gefunden. Die Endbindungswerte aus den Trockenversuchen zeigen eine größere Einheitlichkeit als die Freilandwerte. Der Homogenitätstest ergibt  $P = 0,02-0,01$ . Wenn der besonders geringe Wert von 6,06% ausgeschlossen wird, ergibt sich mit  $P = 0,2-0,1$  eine viel bessere Übereinstimmung der restlichen Werte. Der Durchschnitt liegt dann mit  $9,38 \pm 0,19\%$  erheblich über den Freilandwerten. Die Trockenversuche sind danach durch 2 Merkmale gekennzeichnet: 1. liegen die Endbindungswerte mit einer Ausnahme fast auf gleicher Höhe. Dies spricht dafür, daß die Behandlungsweise in den meiotischen Zellen eine einheitliche Reaktion zur Folge hatte. 2. Der Mittelwert der geöffneten Bindungen liegt ungefähr 5% höher als der durchschnittliche Freilandwert. Darin kommt zum Ausdruck, daß der mangelnde Wassergehalt, der den Freilandbedingungen gegenüber den wesentlichen Unterschied ausmachte, eine gegenüber den Normalbedingungen verringerte Chiasmenhäufigkeit zur Folge hat. Die Differenz gegenüber den Freilandwerten prägt sich auch in den meisten Einzelwerten aus. In der Spalte *Diff/m Diff* sind die beiden Fixierungsreihen verglichen. Als Vergleichswert wurde nicht immer derjenige der gleichen Gruppe genommen, sondern der Freilandwert des gleichen Fixierungsdatums. In den meisten Gruppen ist die Differenz gesichert. Nur 2 Kombinationen weichen davon ab, *el dich serp*/+++ und *el serp*/++, was auf den sehr hoch gelegenen Freilandwert zu Anfang des Versuchs zurückzuführen ist und nicht auf eine mangelnde Wirkung der Bedingungen des Trockenversuchs.

3. Die Endbindungswerte aus den Naßversuchen. Der Bindungsausfall der Naßversuche liegt zwischen 6,31 und 9,13%. Der Homogenitätstest bestätigt mit  $P = 0,3-0,2$  die Einheitlichkeit der Werte. Der Mittelwert aus allen Versuchen ist  $8,56 \pm 0,19\%$ . Die Versuchsreihe ist durch einen über 4 Tage hindurch andauernden gleichmäßig hohen Wassergehalt gekennzeichnet. Der Gleichförmigkeit der Bedingungen entspricht die Einheitlichkeit der Endbindungswerte. Der Anstieg gegenüber den Freilandwerten um rund 4,5% ist gesichert. Durch die Versuchsbedingungen wurden also die Verhältnisse in den meiotischen Zellen derart verändert, daß gegenüber den Freilandbedingungen die Chiasmenbildung in geringerem Maße erfolgte.

4. Die Endbindungswerte aus den Temperaturschockversuchen. Bei diesen Versuchen wurde mit  $P = 0,7-0,5$  die beste Gleichförmigkeit der Werte aus den einzelnen Faktorkombinationen gefunden. Der Mittelwert liegt mit  $11,7 \pm 0,19\%$  rund 7% höher als der Freilandwert. Die mittlere Differenz zwischen beiden Werten ist gut gesichert. Auch die Einzelwerte, für die eine Vergleichsfixierung des gleichen Datums vorliegt, zeigen dieser gegenüber eine gesicherte Erhöhung.

Bei den in gleicher Weise angestellten Schockversuchen von ERNST (1938) fand sich nach 9stündiger Einwirkung von  $10^0$  ein Endbindungswert von 13,06%, nach 26 Std 6,13%, der im Verlauf einer längeren Einwirkung der tiefen Temperatur noch weiter absank. Die in den hier beschriebenen Versuchen gefundenen Werte liegen zwischen diesen beiden. Der Schock bei Einbringen in die Kältekammer war daher zur Zeit der Fixierung bereits im Abklingen begriffen, der hohe Endbindungswert stellt aber noch die unmittelbare Folge des Schocks dar.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß alle gewählten Versuchsbedingungen (Trockenheit, gleichmäßig hoher Wassergehalt, Temperaturschock) eine hemmende Wirkung auf die Chiasmenbildung in den meiotischen Zellen ausüben, so daß in allen Fällen eine Steigerung des Bindungsausfalles gegenüber den Freilandwerten gegeben ist.

#### b) Sonstige zytologische Beobachtungen.

Wie bereits bei der Darstellung der Versuche beschrieben, zeigten die Trockenpflanzen zur Zeit der Fixierung deutliche Anzeichen eines starken Wasserver-



lustes. Diese Aufhebung des Turgors konnte bei der zytologischen Bearbeitung des Materials im Zustand eines Teiles der meiotischen Zellen bestätigt werden. In normalen Präparaten haben die PMZ eine gleichmäßige Größe, kreisrund mit glatten Zellwänden. Bei den Trockenpflanzen hingegen lagen oft zwischen den Zellen normaler Größe kleinere verstreut. Ihre Größe betrug nur etwa  $\frac{1}{6}$  der normalen, und ihre Zellwände waren geschrumpft. Je nach der Intensität des Wasserentzuges hatte die Wirkung von außen her auch auf die inneren Schichten der Antheren übergegriffen, so daß die Anzahl der beschädigten PMZ in den einzelnen Präparaten stark schwankte. Wenn in einem Präparat die Zellen normaler Größe sich vorwiegend in der Diakinese befanden, zeigten die Chromosomen der kleineren Zellen ausschließlich Diplotän. Es ist zu vermuten, daß der Beginn der Meiosis in beiden Zellarten zunächst normal war. In den unbeschädigten Zellen verlief die Meiosis normal weiter, während sie in den kleinen Zellen auf dem Stadium des Diplotäns stehenblieb. Aus den Bestimmungen über die Dauer der einzelnen Stadien der Meiosis bei *Antirrhinum* von ERNST (1938) läßt sich entnehmen, daß sich die Zellen, die bei der Fixierung noch das Diplotän zeigten, dieses Stadium am letzten Versuchstag erreicht haben mußten. Sie wurden also durch die besonders ungünstigen Bedingungen des extremen Wassermangels an diesem Tag an ihrer normalen Weiterentwicklung gehindert. In den übrigen Zellen, die nicht so starke Schädigungen erlitten, war nur die Chiasmenbildung gegenüber der Kontrolle gehemmt. An Hand einiger weiterer Beobachtungen konnte festgestellt werden, in welcher Weise die Trockenheit in den Ablauf der Meiosis eingriff. Durch die Untersuchungen von ERNST ist bekannt, in welcher Weise die Stadien der Meiosis in den PMZ eines Pollensackes schwanken. In den trocken behandelten Pflanzen waren gegenüber den Befunden von ERNST die Stadienabstände innerhalb einer Anthere völlig verändert. Das Auffinden der Diakinese war schwierig, da unter den fixierten Knospen nur wenige mit diesem Stadium vorhanden waren. Dies deutet auf einen beschleunigten Ablauf dieser Phase der Meiosis hin. Das gleiche ist daraus ersichtlich, daß in Präparaten Diplotän, Metaphase I, Anaphase I und Dyaden gleichzeitig vorkamen, während die Diakinese fehlte. Es kam auch vor, daß in einem Präparat in einzelnen Zellen die Paarung der Chromosomen gerade begonnen hatte, während andere fertig ausgebildete Tetraden zeigten. Die Stadien zeigten also innerhalb der Antheren eine weitaus größere Streuung als normal. Eine solche Streuung kann aber nur durch einen erheblichen Unterschied in der Geschwindigkeit des Ablaufs der Meiosis in den einzelnen Zellen verursacht werden. Diese teilweise Beschleunigung des Ablaufs muß ebenfalls als eine Wirkung der Trockenheit angesehen werden.

Nach der Feststellung, daß die Meiosis innerhalb einzelner Antheren einen beschleunigten Ablauf durchmacht, war es wichtig, zu bestimmen, ob diese Beschleunigung auch den Abstand der einzelnen Knospen untereinander beeinflusst hatte. Im Trockenversuch erreichten nur 3—4 Knospen die Größe, in der unter Normalbedingungen die Meiosis abläuft, während im Freiland in der gleichen Zeit 4—5, im Naßversuch 4—6 Knospen diese Größe durchlaufen. Es mußte demnach vermutet werden, daß für die vegetative Entwicklung der Knospen eine Verzögerung eingetreten war. Das Stadium der Diakinese wurde nun nicht in Knospen normaler Größe, sondern in viel kleineren Antheren gefunden. Es ist daraus zu erkennen, daß während der Versuchsdauer auch im

Trockenversuch je Tag etwa 1 Knospe die Meiosis durchlaufen hatte. Die Meiosis lief also in Antheren ab, die ihrem Alter, nicht aber ihrer Größe nach dafür bestimmt waren. Der Stadienabstand der Knospen untereinander blieb gewahrt. Bei der Zuordnung der genetischen Befunde aus bestimmten Knospen zu den einzelnen Versuchsbedingungen können somit die gleichen Grundlagen wie bei der Normalentwicklung anerkannt werden. Während der 4tägigen Versuche haben 4—5 Knospen die Meiosis durchlaufen.

Zusammenfassend läßt sich über die Beeinflussung der Meiosis durch die Trockenversuche sagen: Die Trockenheit hat das vegetative Wachstum der Infloreszenz gehemmt. Sie hat in ihrer Wirkung auf die meiotischen Zellen übergreifen. In Extremfällen wurde der Ablauf der Meiosis vollkommen verhindert. Bei den anderen Zellen erfolgte ein beschleunigter Ablauf, der aber nur für die PMZ der einzelnen Antheren, die in die Meiosis eintreten, zutrifft. Der entwicklungsgeschichtliche Abstand zwischen den übereinanderstehenden Knospen der Infloreszenz wird hiervon nicht berührt.

Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen konnte bei den Naßversuchen keine Beeinflussung der Ablaufgeschwindigkeit festgestellt werden. Die Pflanzen waren besonders gut entwickelt, die Meiosis lief in Knospen ab, die zum Teil etwas größer waren als bei der Kontrolle. Die vegetative Entwicklung war gefördert, aber ebenso wie die Hemmung im Trockenversuch war dies ohne Einfluß auf den Zeitpunkt des Eintritts in die Meiosis und die Geschwindigkeit ihres Ablaufs.

## II. Genetische Ergebnisse.

*Die crossing-over-Werte in den Nachkommenschaften behandelter Pflanzen und ihre Beziehung zu dem Bindungsverhalten der Chromosomen in der Meiosis.*

Im zytologischen Teil dieser Arbeit wurde gezeigt, daß unter der Einwirkung der gewählten Versuchsbedingungen die Chiasmenbildung in den PMZ beeinflußt wurde. Es sollen jetzt weiter die genetischen Paralleldaten hierzu dargestellt werden, und die Beziehung zwischen beiden soll aufgezeigt werden. In den Trocken- und Naßversuchen wurde mit den Faktorenkombinationen *el serp*/++, *dich pal*/++, *dich pal serp*/+++ und *el dich serp*/+++ gearbeitet, in den Temperaturversuchen nur mit den beiden ersten. In jeder Gruppe wurden mehrere gut ausgebildete Infloreszenzen mit 5—6 Knospen für die Kreuzungen verwendet. Die crossing-over-Werte für die Einzelknospen und Infloreszenzen wurden zum Teil in Kurvenform dargestellt, um die vorhandene Parallelität in den einzelnen Infloreszenzen deutlich werden zu lassen. Die Abszisse gibt die aufeinanderfolgenden Knospen an, die Ordinate die dazugehörigen Austauschwerte. Wegen des nicht genau gleichen Entwicklungszustandes der Infloreszenzen ist die Bezeichnung der Knospen zu Versuchsbeginn mit einem bestimmten Fehler behaftet, so daß sich eine geringe Verschiebung zwischen den einzelnen Infloreszenzen ergibt. Da der Kurvenverlauf im ganzen aber auffallend übereinstimmt, ergeben sich hieraus keine Schwierigkeiten bei der Interpretation. Die statistischen Berechnungen über den Einfluß der Versuchsbedingungen erfolgten unter Zusammenfassung aller Knospen, die sich dem Kurvenverlauf gemäß entsprechen.

## a) Die Ergebnisse der Trockenversuche.

1. *el serp*/+*el*+*serp*. In der Faktorenkombination *el serp* gelangten die Nachkommen von 5 Infloreszenzen zur Aufzucht. Drei Pflanzen waren vom 13.—17. 6. behandelt, die beiden anderen vom 8.—12. 7. Nach den Untersuchungen über den Ablauf der Meiosis in den Trockenversuchen treten die Knospen mit einem Abstand von etwa 1 Tag in die Meiosis ein. Vor Beginn des Versuchs hatte bei den meisten Pflanzen eine Knospe bereits reduziert. Die Knospe b fällt auf den 1. Versuchstag, die Knospen c, d und e auf die folgenden. Bei ihnen wird sich der fortschreitende Wassermangel bemerkbar machen. Die Knospen f entsprechen dem 1. Tag nach Beendigung des Versuchs und standen unter dem Einfluß der gebesserten Wasserversorgung. Gegenüber den zerstreuten Anfangswerten ist allen Infloreszenzen der steile Abfall der crossing-over-Werte der Knospe e und der unmittelbar darauf folgende Anstieg für die Knospe f gemeinsam. Der an den ersten Versuchstagen nur wenig veränderte Wasservorrat der Pflanzen gestattete einen nur wenig veränderten Austauschwert. Am 4. Versuchstag äußert sich der starke Wassermangel in einer deutlichen Verminderung der Austauschwerte auf der untersuchten Strecke, die bei Besserung des Turgorzustandes der Pflanzen sofort aufgehoben wird. Tabelle 3 zeigt die zusammengefaßten Werte dieses Versuchs mit den Berechnungen über die statistische Sicherung der Differenzen. In den zytologischen Untersuchungen hatten die Pflanzen der Konstitution *el serp*/++ einen ziemlich hohen Bindungsausfall am Anfang des Versuchs gezeigt, der nach Einwirkung der Trockenheit nur wenig vergrößert war. Entsprechend findet sich im genetischen Versuch nur eine mäßige Verringerung der Austauschwerte zwischen dem ersten und letzten Versuchstag, die aber durch die große Zahl der Nachkommen doch gesichert ist.

Tabelle 3. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{el\ serp}{el\ serp} \times \frac{el\ serp}{+el\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage extremer Trockenheit ausgesetzt waren.

Knospe	<i>serp</i>		<i>+serp</i>		n	Aus- tausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff mDiff	p
	<i>cl</i>	<i>+cl</i>	<i>cl</i>	<i>+cl</i>						
a. . .	404	201	204	477	1286	31,49	46,44	1,30	2,55	0,01
b. . .	587	300	352	739	1978	32,96	47,01	1,06		
c. . .	1027	592	518	1305	3442	32,25	46,74	0,80		
d. . .	726	384	397	931	2438	32,03	46,65	0,94	3,04	0,01—0,001
e. . .	973	461	472	1249	3155	29,57	45,64	0,81		
f. . .	987	537	578	1273	3375	33,04	47,03	0,81		
g. . .	604	361	320	725	2010	33,88	47,33	1,06	3,24	0,01—0,001
h. . .	91	53	50	126	320	32,19	46,72	2,61		
a—d .	2744	1477	1471	3452	9144	32,24	46,74	0,49	2,81	0,01—0,001
e. . .	973	461	472	1249	3155	29,57	45,64	0,81		

Tabelle 4. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal\ serp}{dich\ pal\ serp} \times \frac{dich\ pal\ serp}{+dich\ +pal\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage extremer Trockenheit ausgesetzt waren.

Knospe	<i>dich</i>			<i>+dich</i>			n	Aus- tausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff mDiff
	<i>pal serp</i>	<i>p<sup>+</sup>+p<sup>+</sup></i> <i>+serp</i>	<i>+pal serp</i>	<i>pal +serp</i>	<i>p<sup>+</sup>+p<sup>+</sup></i> <i>serp</i>	<i>+pal +serp</i>					
a. . .	91	72	3	5	49	97	317	43,21	49,54	2,78	3,02
b. . .	226	150	14	12	153	226	781	45,46	49,79	1,78	
c. . .	363	317	14	17	231	418	1360	44,85	49,73	1,35	
d. . .	230	183	4	9	97	277	800	38,26	48,60	1,72	3,73
e. . .	268	244	12	11	172	338	1045	44,21	49,66	1,54	
f. . .	314	272	18	22	200	358	1184	46,62	49,88	1,45	
g. . .	265	235	15	13	187	324	1039	46,00	49,84	1,55	3,30
a—c .	680	539	31	34	433	741	2458	44,82	49,73	1,00	
d. . .	230	183	4	9	97	277	800	38,26	48,60	1,72	



2. *dich pal serp*/+++ . In diesem Dreipunktversuch ist eine genauere Untersuchung der crossing-over-Vorgänge möglich durch die Erfassung des doppelten Austausches. Es liegen Nachkommenschaften von 4 Infloreszenzen vor. Die Veränderungen der crossing-over-Werte ist für alle 4 Gruppen in den wesentlichen Zügen gleich und übereinstimmend mit den Befunden der vorher behandelten Strecke. Der starke Abfall am 4. Versuchstag und der darauffolgende Anstieg sind deutlich wiederzufinden. Tabelle 4 zeigt das Ergebnis, aus dem die gute statistische Sicherung der Differenzen zu ersehen ist.

3. *dich pal*/+++ . Aus den Trockenversuchen wurden auch die crossing-over-Werte für die Strecke *dich pal* ohne Einbeziehung von *serp* bestimmt. Der Kurvenverlauf zeigt für die

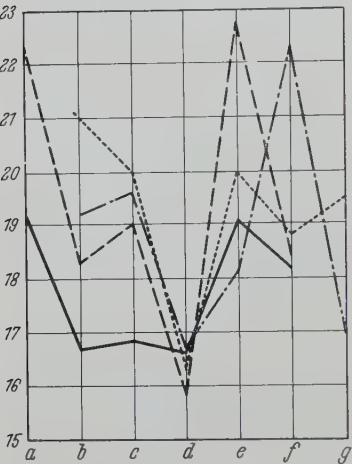


Abb. 1. Austauschwerte von 4 Infloreszenzen der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal}{dich\ pal} \times \frac{dich\ pal}{+dich\ +\ pal}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage extremer Trockenheit ausgesetzt waren.

einzelnen Infloreszenzen den charakteristischen Abfall von den Knospen a—d und den anschließenden Anstieg, der als Reaktion auf die veränderten Bedingungen nach Versuchsabschluß bereits bekannt ist (Abb. 1). In diesem Versuch reduzierten eine Reihe von Knospen noch nach Versuchsende, so daß die letzten Werte wieder stärkere Schwankungen zeigen, in Reaktion auf die variablen Freilandbedingungen. Das zusammengefaßte Ergebnis der einzelnen Infloreszenzen ist in Tabelle 5 dargestellt. Die Pflanzen wurden vom 17.—21. 6. behandelt. Als Freilandwert liegt für den Versuchsanfang der Endbindungswert 5,16% vor, als Endwert nach der Trockenheit 11,5%. Der Unterschied zwischen beiden ist bedeutend, und entsprechend findet sich ein erheblicher Abfall der crossing-over-Werte im genetischen Versuch, der besonders deutlich die Parallelität der Chiasmenbildung und des Faktorenaustausches zeigt.

4. *el dich serp*/+++ . Als letzter Trockenversuch soll das Ergebnis dieser Kombination besprochen werden. Hier ist wieder eine Erfassung des doppelten Austausches möglich, soweit das eine crossing-over auf der Strecke *el* — *dich*, das zweite zwischen *dich* — *serp* erfolgte. Bei einer etwas vergrößerten Streuung der ersten Knospen ist wieder die einheitliche Reaktion

am 4. Versuchstag und Versuchsende festzustellen. In den zusammengefaßten Werten der Tabelle 6 kommt zum Ausdruck, daß bereits der durchschnittliche Anfangswert ziemlich niedrig liegt, dann steigt der Austausch an den ersten Versuchstagen deutlich an, mit Abfall und Wiederanstieg am Versuchsende. Der Vergleich mit den entsprechenden zytologischen Daten, die aus Fixierungen der gleichen Tage stammen, zeigt, daß für den Versuchsanfang hier sehr hohe Werte für den Bindungsausfall erhalten wurden, gegenüber

Tabelle 5. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal}{dich\ pal} \times \frac{dich\ pal}{+dich\ +\ pal}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage extremer Trockenheit ausgesetzt waren.

Knospe	<i>dich</i>		<i>+dich</i>		n	Austausch %	σ	± m	Diff m Diff
	<i>pal</i>	<i>+pal</i>	<i>pal</i>	<i>+pal</i>					
a . . .	495	123	131	462	1211	20,97	40,70	1,14	3,23
b . . .	852	204	224	874	2154	19,87	39,90	0,86	
c . . .	583	127	140	552	1402	19,04	39,26	1,04	3,20
d . . .	760	143	144	713	1760	16,31	36,94	0,88	
e . . .	616	153	149	541	1459	20,69	40,50	1,06	5,98
f . . .	681	175	149	646	1651	19,62	39,71	0,97	
g . . .	392	93	85	408	978	18,20	38,58	1,23	5,98
a—c . .	1930	454	495	1888	4767	19,72	39,78	0,57	
d . . .	760	143	144	713	1760	16,31	36,94	0,88	

denen der Endwert des Versuchs nur eine geringe Steigerung aufwies. Hierdurch ist das zunächst auffallende Fehlen einer Differenz der genetischen Werte zwischen dem ersten und letzten Versuchstag genügend erklärt, und die Übereinstimmung der Versuchsergebnisse mit der zugrunde liegenden Hypothese gerade durch diese scheinbare Abweichung von der Erwartung aufgewiesen.

b) Die Ergebnisse der Naßversuche.

Die genetischen Untersuchungen in dieser Reihe wurden mit Pflanzenmaterial aus den gleichen Aufzuchten durchgeführt, das auch für die Trockenversuche verwendet war.

1. *el serp*/++. Die Pflanzen wurden vom 13. bis 17. 6. und vom 30. 6. bis 4. 7. behandelt. Die Zuordnung der Knospen zu den einzelnen Versuchstagen ist folgende: Am Versuchsbeginn reduzierten die Knospen a, an den folgenden Tagen b, c und d. Die weiteren Knospen gehören den ersten Tagen nach dem Versuchsabschluß an. Bei der Abb. 2. in der wieder das Verhalten der einzelnen Infloreszenzen dargestellt ist, fällt zunächst auf, mit welcher Gleichförmigkeit diese reagieren. Bei allen findet vom 2. zum 3. Versuchstag ein Anstieg, vom 3. zum 4. ein Abfall und darauf wieder ein geringer Anstieg statt. An dieser gleichmäßigen Reaktion aller Pflanzen ist deutlich die Wirkung der Versuchsbedingungen zu erkennen. An den beiden ersten Versuchstagen änderte der langsam steigende Wassergehalt die Häufigkeit des crossing-over nicht. Am 3. Tag ruft das jetzt anscheinend erreichte Optimum der Wasserversorgung einen deutlichen Anstieg hervor. Danach hat der andauernd hohe Wassergehalt der Zellen bereits einen schädigenden Charakter angenommen, so daß jetzt die Häufigkeit der crossing-over-Vorgänge vermindert wurde. Durch den Abschluß des Versuchs wurden die Pflanzen dem hemmenden Einfluß entzogen. Die Folge davon ist ein erneuter, wenn auch geringer Anstieg, wodurch die Höhe des Anfangswertes wieder erreicht wird. Die Zusammenfassung aller Infloreszenzen ist in Tabelle 7 dargestellt.

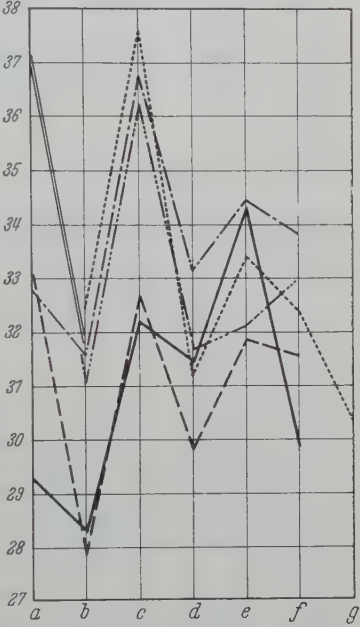


Abb. 2. Austauschwerte von 5 Infloreszenzen der Rückkreuzungen  $\frac{el\ serp}{el\ serp} \times \frac{el\ serp}{+el\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage gleichmäßig hohem Wassergehalt ausgesetzt waren.

2. *dich pal serp*/++. Die Ergebnisse dieses Dreipunktversuchs passen sich im wesentlichen denen der vorhergehenden Kombination an, wie die Zusammenfassung in Tabelle 8 ergibt.

3. *dich pal*/++. Das crossing-over auf dieser Strecke zeigte, wie aus Tabelle 9 hervorgeht, nur unwesentliche Schwankungen. Der Vergleich mit den entsprechenden zytologischen Daten ergibt folgendes: Der Versuch wurde am 13. 6. begonnen. Für diesen Tag fand sich

Tabelle 6. Zusammengefaßtes Ergebnis aus den Rückkreuzungen  $\frac{el\ dich\ serp}{el\ dich\ serp} \times \frac{el\ dich\ serp}{+el\ +dich\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage extremer Trockenheit ausgesetzt waren.

Knospe	el			+el			n	Aus- tausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff m Diff
	dich serp	d + d +serp	+dich serp	dich +serp	d + d serp	+dich +serp					
a . . .	279	180	5	22	137	423	1046	35,47	47,84	1,48	—
b . . .	230	141	4	10	136	349	870	35,06	47,69	1,61	
c . . .	242	181	13	10	156	403	1005	38,09	48,56	1,53	
d . . .	329	199	12	6	172	419	1137	35,79	47,94	1,42	
e . . .	370	264	9	18	237	541	1439	38,56	48,67	1,28	
f . . .	237	126	5	18	114	284	784	36,97	48,13	1,72	
g . . .	55	28	—	2	33	63	181	36,10	48,03	3,58	

Tabelle 7. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{el\ serp}{el\ serp} \times \frac{el\ serp}{+el\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage gleichmäßig hohem Wassergehalt ausgesetzt waren.

Knospe	el		+el		n	Austausch %	$\sigma$	$\pm m$	$\frac{Diff}{mDiff}$
	serp	+serp	serp	+serp					
a . . .	681	400	368	939	2388	32,16	46,70	0,96	>4,29 >3,00
b . . .	1061	527	532	1340	3460	30,61	46,09	0,78	
c . . .	972	653	588	1291	3504	35,42	47,82	0,81	
d . . .	867	456	480	1132	2935	31,89	46,60	0,86	
e . . .	1054	654	579	1412	3699	33,33	47,14	0,78	
f . . .	1134	633	624	1527	3918	32,08	46,66	0,75	
g . . .	358	147	167	364	1036	30,31	45,96	1,43	

Tabelle 8. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal\ serp}{dich\ pal\ serp} \times \frac{dich\ pal\ serp}{+dich\ +pal\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage gleichmäßig hohem Wassergehalt ausgesetzt waren.

Knospe	dich			+dich			n	Aus- tausch %	$\sigma$		$\pm m$	$\frac{Diff}{mDiff}$	p
	pal serp	p+ +serp	pal serp	pal +serp	p+ serp	+pal +serp							
a . .	158	133	6	4	91	182	574	42,50	49,44	2,06			
b . .	318	282	9	21	192	414	1236	43,21	49,54	1,41			
c . .	371	326	13	25	222	516	1473	42,36	49,42	1,29			
d . .	379	367	7	45	232	443	1473	47,73	49,95	1,30	>1,85 >4,49	0,1—0,05 <0,001	
e . .	451	359	7	25	239	583	1664	39,78	48,94	1,20			
f . .	323	386	16	35	219	493	1472	47,72	49,95	1,30			
g . .	242	251	3	18	141	309	963	44,96	49,75	1,60			
a—c	847	741	28	50	505	1112	3283	42,71	49,47	0,86	3,22	0,001	
d . .	379	367	7	45	232	443	1473	47,73	49,95	1,30			

Tabelle 9. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal}{dich\ pal} \times \frac{dich\ pal}{+dich\ +pal}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage gleichmäßig hohem Wassergehalt ausgesetzt waren.

Knospe	dich		+dich		n	Austausch %	$\sigma$	$\pm m$	$\frac{Diff}{mDiff}$
	pal	+pal	pal	+pal					
a . . .	400	78	106	314	898	20,48	40,36	1,35	
b . . .	1326	317	397	1300	3340	21,38	41,00	0,71	
c . . .	901	226	246	906	2279	20,71	40,53	0,85	
d . . .	825	229	221	788	2063	21,81	41,29	0,91	
e . . .	1292	296	306	1234	3128	19,25	39,43	0,70	
f . . .	994	196	262	802	2254	20,32	40,24	0,85	
g . . .	818	234	213	830	2095	21,34	40,97	0,89	

ein Endbindungswert von 7,75%, der sehr hoch liegt. Nach Abschluß der Behandlung war dieser 8,03%, also im Rahmen der Fehlerbreite gleich. Dies zeigt, daß während dieser Zeit andere schädliche Einflüsse, die von der Versuchsanstellung unabhängig waren, sich so stark geltend machten, daß die Einwirkung der Versuchsbedingungen davon völlig überlagert wurde. Die genetischen und zytologischen Ergebnisse entsprechen sich demnach völlig, wenn sie auch nicht im Sinne einer Wirkung der Wasserversorgung der Pflanzen ausgewertet werden können.

4. *el dich serp*/+++. Die Behandlung dieser Pflanzen wurde für den Naß- und Trockenversuch zur gleichen Zeit vorgenommen. Bei beiden Reihen fand sich in der zytologischen Untersuchung ein Endbindungswert, der nur wenig über dem Ausgangswert lag. Die genetischen Ergebnisse sind in Tabelle 10 dargestellt. Der Versuch beginnt mit Knospe b, auf den



letzten Versuchstag entfallen die Knospen e. Die crossing-over-Werte zeigen entsprechend der Erwartung nach dem zytologischen Befund nur eine geringe, nicht gesicherte Steigerung. Am 3. Versuchstag findet sich jedoch die auch in den übrigen Fällen festzustellende Erhöhung der Austauschwerte, ebenso nach Beendigung des Versuchs in den Knospen f. Die Gesamtwirkung der Versuchsbedingungen war also genau die gleiche, wie dies bei der Kombination *el serp* gefunden wurde. Hierin zeigt sich deutlich die Übereinstimmung mit den anderen Naßversuchen und die Differenz zum gleichzeitigen Trockenversuch mit derselben Faktorenkombination.

Tabelle 10. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{el\ dich\ serp}{el\ dich\ serp} \times \frac{el\ dich\ serp}{+el\ +dich\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 4 Tage gleichmäßig hohem Wassergehalt ausgesetzt waren.

Knospe	<i>el</i>			<i>+el</i>			<i>n</i>	Aus- tausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff $m$ Diff
	<i>dich</i> <i>serp</i>	<i>d-+d</i> <i>+serp</i>	<i>+dich</i> <i>serp</i>	<i>d-+d</i> <i>serp</i>	<i>dich</i> <i>+serp</i>	<i>+dich</i> <i>+serp</i>					
a . . .	116	65	1	3	89	159	433	37,84	48,50	2,34	3,30 1,04
b . . .	251	139	6	11	134	377	918	33,44	47,18	1,56	
c . . .	248	147	9	8	128	407	946	32,67	46,90	1,53	
d . . .	182	132	7	18	133	309	781	40,33	49,05	1,75	
e . . .	192	109	7	12	104	275	699	35,92	47,98	1,81	
f . . .	123	74	6	12	77	163	455	41,11	49,20	2,31	
g . . .	40	32	1	2	24	57	156	39,74	48,94	3,92	

### c) Die Ergebnisse der Temperaturschockversuche.

Durch den wiederholten Wechsel der Bedingungen in den Schockversuchen bei Beginn und Ende der Temperaturbehandlung ist es notwendig, bei der Deutung der genetischen Ergebnisse den Stadienabstand der Knospen und die Dauer der Meiosis zu beachten. In allen Infloreszenzen wurden die ersten Knospen so groß gewählt, daß ein Einfluß auf ihre Chiasmenbildung nicht mehr eintreten konnte. Die 2. Knospe war der Schockwirkung ausgesetzt. In einigen Fällen konnte dann die 3. Knospe noch während der Einwirkung der konstanten Temperatur im Thermostaten die entscheidenden Stadien durchlaufen, während bei anderen Infloreszenzen diese Knospe vom Temperaturschock des Versuchsendes erfaßt wurde. Der genetische Teil der Temperaturversuche wurde mit 2 Faktorenkombinationen durchgeführt. Dadurch ergibt sich für diese Versuche die Möglichkeit, die crossing-over-Werte für die ganze Strecke *dich — serp* darzustellen unter Erfassung sowohl der einfachen als auch der doppelten Austauschvorgänge.

1. *dich pal serp* / + + +. Die crossing-over-Werte aus den Nachkommenschaften von drei behandelten Pflanzen sind in Tabelle 11 dargestellt. In jeder Infloreszenz tritt von der 1. zur 2. Knospe eine Verminderung der Austauschwerte um fast 10% ein. Dies entspricht dem zytologisch gefundenen Anstieg des Bindungsausfalls durch den Schock des Versuchsbeginns.

Tabelle 11. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{dich\ pal\ +serp}{+dich\ +pal\ serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 24 Std einer Temperatur von 10° ausgesetzt waren.

	<i>dich</i>			<i>+dich</i>			<i>n</i>	Aus- tausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff $m$ Diff
	<i>pal</i> <i>+serp</i>	<i>p-+p</i> <i>serp</i>	<i>+pal</i> <i>+serp</i>	<i>pal</i> <i>serp</i>	<i>p-+p</i> <i>+serp</i>	<i>+pal</i> <i>serp</i>					
a . . .	168	92	16	12	167	188	643	49,00	49,98	1,97	3,40
b . . .	177	62	6	7	116	153	521	39,14	48,80	2,13	

In 2 Infloreszenzen erfolgt dann zur 3. Knospe hin ein Anstieg, der der konstanten Temperatur während des Versuchs entspricht, die 3. Infloreszenz zeigt dagegen ein weiteres Absinken des crossing-over. Hier hatte also während des Aufenthaltes im Thermostaten diese Knospe sich so entwickelt, daß an ihr der Einfluß des 2. Schocks am Versuchsende sichtbar wird.

2. *el serp*/+ +. Die genetischen Befunde wurden aus 5 Pflanzen gewonnen. Auch hier zeigt sich im Abfall von der 1. zur 2. Knospe die Wirkung des Schocks. Die Verringerung ist allerdings nur gering und nicht statistisch gesichert. Demgegenüber steht eine deutliche Erhöhung des Bindungsausfalls in den gleichzeitigen zytologischen Untersuchungen. Die Differenz liegt in der erwarteten Richtung, ohne aber in ihrer Größe der gefundenen zytologischen Differenz zu entsprechen. Das Kurvenbild als Ganzes paßt sich dem positiven Ergebnis des 1. Versuchs an, so daß auch hier angenommen werden kann, daß die Verminderung der crossing-over-Häufigkeit real ist.

## D. Theoretischer Teil.

### I. Die Abhängigkeit der Endbindungswerte von äußeren Faktoren.

Bei der Darstellung der zytologischen Ergebnisse hatte es sich gezeigt, daß einzelne Werte der Freilandfixierungen so weit vom Durchschnitt abwichen, daß das Gesamtmaterial als inhomogen zu bezeichnen war. Es gilt also, die Ursache hierfür festzustellen. Obwohl die verwendeten Mutanten alle der Sippe 50 entstammen, war doch zunächst die Annahme zu prüfen, daß von einzelnen Mutationen selbst ein Einfluß auf das Bindungsverhältnis der Chromosomen ausgeübt wird. Gegen diese Annahme sprechen aber folgende Tatsachen: Hohe Endbindungswerte im Freiland wurden nur für die Heterozygoten der Kombinationen *el serp* und *dich pal serp* gefunden, während alle übrigen niedrige Werte hatten. In den beiden Gruppen mit hohem und geringem Bindungsausfall sind aber mit Ausnahme des Faktors *Div* die gleichen Gene vorhanden. Der Faktor *serp* ist sogar in den beiden Kombinationen mit dem höchsten und dem niedrigsten Wert vertreten. Es bleibt *Div* übrig, das nur in 2 Kombinationen mit niedrigem Bindungsausfall anwesend ist. Gegen eine Wirkung dieses Gens ist einzuwenden, daß auch andere Kombinationen, bei denen der Faktor *Div* nicht vorkommt, eine hohe Frequenz der Endbindungen aufweisen. Die Möglichkeit, daß die untersuchten Gene selbst einen Einfluß auf das Bindungsverhalten ausüben, ist damit ausgeschlossen.

Einen anderen Hinweis, die Differenzen zu erklären, geben die Beobachtungen, die in den Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis vorliegen. Danach gelten Außenbedingungen als Faktoren, die einen nachdrücklichen Einfluß auf das chromosomale Geschehen haben. Diese waren aber in den einzelnen Versuchen nicht gleich. Der höchste Freilandwert von 10,2% Bindungsausfall stammt von einer Fixierung vom 22. 8., alle übrigen aus der Zeit vom 12. bis 25. 6. Ebenso lassen sich die Differenzen, die im Juni an den einzelnen Fixierungstagen gefunden wurden, auf die Unterschiede der Witterung zurückführen. Die Werte vom 12. 6. liegen dicht zusammen, während die Fixierung vom 13. 6. deutlich herausfällt. Beide Tage lagen am Ende einer Regenperiode, so daß sich hier vielleicht eine Parallele zu dem Ergebnis der Wasserübersättigung im Naßversuch ergibt.

Eine gleiche Einheitlichkeit der Einzelfixierungen wie am 12. 6. ergibt sich auch für die anderen Fixierungstage: Die Werte vom 24. und 25. 6. und andererseits vom 1. und 2. 7. liegen sehr dicht beisammen. In beiden Fällen handelte

es sich um 2 aufeinanderfolgende Tage mit gleicher Witterung. Bei Fixierung zur gleichen Zeit ergeben sich, unabhängig von der gewählten Faktorkombination, gleiche Endbindungswerte, an verschiedenen Tagen können diese dagegen sehr unterschiedlich sein. Damit ist aber wahrscheinlich gemacht, daß auch hier jeweils die äußeren Bedingungen die Höhe des Bindungsausfalles mitbestimmt haben.

Tabelle 12. Zusammengefaßtes Ergebnis der Rückkreuzungen  $\frac{el\ serp}{el\ serp} \times \frac{el\ serp}{+el\ +serp}$  mit Pollen von Pflanzen, die 24 Std einer Temperatur von  $10^0$  ausgesetzt waren.

	cl		+el		n	Austausch %	$\sigma$	$\pm m$	Diff $m_{Diff}$
	serp	+serp	serp	+serp					
a . . .	660	380	445	932	2417	34,13	47,41	0,96	—
b . . .	533	293	357	805	1988	32,70	46,90	1,05	—

Die Differenzen der Ergebnisse dieser Untersuchungen zu denen von ERNST (1938) sind jedoch so groß, daß hierfür allgemeine Witterungsbedingungen nicht zur Erklärung herangezogen werden können. Einem Wert von 0,6—0,8% im Jahre 1937 und von 2,06—2,44% für 1938 stehen die sehr viel höheren Werte dieser Untersuchungsreihe gegenüber. Nun wurde von STRAUB (1936, 1938) festgestellt, daß bei *Campanula* durch ungenügende Ernährungsverhältnisse der Bindungsausfall heraufgesetzt wird. Hier muß auch die Ursache für die Differenzen zwischen den Untersuchungen von ERNST und dieser Reihe gesucht werden. Durch die große Pflanzenmenge, die für die Versuche nötig war, mußten verhältnismäßig kleine Töpfe genommen werden, während Düngemittel durch die Zeitverhältnisse völlig fehlten. Beide Umstände haben im Sinne einer Mangelernährung zusammengewirkt, die nach den zitierten Erfahrungen von STRAUB als Ursache für die starke Erhöhung des Bindungsausfalles angesehen werden muß. Für die Werte aus den Trocken- und Naßversuchen wurde in geringerem Maße eine Inhomogenität festgestellt, während die Werte aus den Temperaturschockversuchen einheitlich sind. Da aber außer der Wasserversorgung die übrigen Versuchsbedingungen nicht konstant waren, muß hier mit dem Einfluß der auch im Gewächshaus vorhandenen Licht- und Temperaturschwankungen gerechnet werden. Es ist aber noch ein anderer Faktor in Betracht zu ziehen. Die Wirkung der extremen Trockenheit und Wassersättigung der Pflanze hängt zum großen Teil davon ab, wieviel die Pflanze infolge ihrer vegetativen Entwicklung vertragen kann. Vor allem werden aber die Extrembedingungen eine gewisse Regulierung erfahren, bevor sie die Gonotokonten treffen. Die Reaktionsweise wird damit in bestimmten Grenzen von dem Widerstand abhängig, den die Pflanzen den extremen Bedingungen entgegenstellen. Bei Pflanzen, die in ihrer Reaktionsweise verschieden sind, werden auch die Ergebnisse differieren. Bei den Temperaturversuchen waren dagegen alle Versuchsbedingungen wie Wasser, Luftfeuchtigkeit und Ernährung für alle Pflanzen weitgehend gleichartig, unter Vermeidung von extremen Einflüssen, so daß hier eine gleichartige Reaktion zu erwarten war und auch gefunden wurde. Bei allen Versuchsreihen ließ sich aber nachweisen, daß einheitlich eine Erhöhung des Bindungsausfalles eingetreten war, der trotz der Streuung der Werte im



einzelnen gegenüber der Kontrolle deutlich war, so daß der Einfluß der Versuchsbedingungen sichergestellt ist.

Es fragt sich aber, in welcher Weise die Versuchsbedingungen ihre Wirkung ausgeübt haben. Einen Hinweis geben die früheren Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis, insbesondere die Befunde von KISCH (1937b), WIEBALCK (1940) und HARTE (1942), in denen die Bedeutung des Hydrationszustandes und des osmotischen Wertes für die Chiasmenbildung aufgezeigt wird. Diesen fügen sich die Ergebnisse der Trocken- und Naßversuche gut ein. Die Trockenversuche zeigten eine erhebliche Verringerung des Wassergehaltes und parallel dazu eine Herabsetzung der Chiasmenbildung, ebenso gehen Erhöhung des Wassergehaltes am Ende des Versuchs und Anstieg der Endbindungswerte zusammen. Die Ergebnisse der Naßversuche lassen sich nicht so leicht einordnen. Nach den Angaben von KISCH bewirkt zu starke Wasserzufuhr über eine Schädigung der Wurzelhaare eigentlich Wassermangel, aber im vorliegenden Fall sprechen die Trockengewichtsbestimmungen dagegen. Ebenso wenig läßt sich für den letzten Versuchstag, der entgegen der Erwartung eine Verminderung der Chiasmenbildung zeigte, eine Änderung der osmotischen Werte nachweisen. Hier ist also keine Parallele zwischen Endbindungswert und osmotischem Wert gegeben. Über die Wirkungsweise des Wassers im Gesamtablauf geben aber die genetischen Versuche weitere Auskunft. Der Anstieg des crossing-over am 3. Versuchstag zeigt, daß die Reaktion zunächst im erwarteten Sinne einer Erhöhung der Austauschvorgänge stattgefunden hat. Danach setzt die Schädigung ein. Es ist also anzunehmen, daß es bezüglich des Wassergehaltes ein Optimum der Wirkung auf die Chiasmenbildung gibt. Eine Verbesserung der Wasserversorgung nach vorherigem Mangel bewirkt einen Anstieg des crossing-over, zu lang andauernde Wirkung dagegen einen Abfall. Die erste Bedingung war am Ende des Trockenversuchs und am Anfang des Naßversuchs gegeben, die zweite am Ende des Naßversuchs.

## II. Die Beurteilung der Ergebnisse aus den zytologischen und genetischen Parallelversuchen.

Es soll nun der Versuch unternommen werden, die genetischen Versuche in Parallele zu den zytologischen Werten zu beurteilen. Im Durchschnitt der Versuche hatte sich ein Endbindungswert ergeben, der gegenüber den Freilandwerten eine gesicherte Steigerung hervorrief, aber für einzelne Versuchsgruppen blieb die Steigerung aus. Für die Beurteilung der zytologischen Ergebnisse konnte in jedem Fall die Ursache hierfür aufgedeckt werden.

In den Trockenversuchen waren sowohl die zytologischen wie die genetischen Werte des 1. und letzten Versuchstages unverändert für die Gruppen *el serp* und *el dich serp*, während für *dich pal serp* und *dich pal* die Differenz in beiden Versuchen deutlich war. Hier stimmen also genetische und zytologische Ergebnisse überein, wie dies auch in den früheren Untersuchungen von OEHLKERS (1937, 1938, 1940), ERNST (1938, 1939) und HARTE (1942) der Fall war. In allen Trockenversuchen konnte nach Versuchsabschluß eine Erhöhung der crossing-over-Werte festgestellt werden, die mit den verbesserten Bedingungen für die Pflanzen in Einklang zu bringen ist. Jeder Anstieg war statistisch gesichert. Eine gleiche Erhöhung trat auch in den Naßversuchen am vorletzten Versuchstag ein. In

der Gruppe *el dich serp*/+++ waren die Endbindungs- und crossing-over-Werte für den 1. und letzten Versuchstag gleich, aber der dazwischen liegende Anstieg zeigte deutlich die Wirkung des Versuchs. Die gleiche Parallele zwischen zytologischen und genetischen Daten wurde in den Naßversuchen gefunden: überall dort, wo der zytologische Anfangs- und Endwert gleich waren, fand sich auch die Gleichheit der crossing-over-Häufigkeit, und wenn eine gesicherte Differenz nachzuweisen war, trat diese bei beiden Parallelbestimmungen in der gleichen Richtung auf.

Die einzige Abweichung von dieser Erwartung ist in dem Naß- und Temperaturversuch mit der Gruppe *el serp*/++ vorhanden. In beiden Fällen ließ sich zytologisch eine Differenz nachweisen, der aber keine Veränderung der crossing-over-Werte entsprach. Bei der Darstellung der Trockenversuche von der Kombination *dich pal serp*/+<sup>dich</sup>+<sup>pal</sup>+<sup>serp</sup> war auf einen Unterschied hingewiesen, der hinsichtlich der Berechnung der crossing-over-Werte zwischen dieser Gruppe und der Kombination *el serp*/+<sup>el</sup>+<sup>serp</sup> besteht. Aus einer Kreuzung *el serp*/*el serp* × *el serp*/+<sup>el</sup>+<sup>serp</sup> werden nur die Pflanzen als crossing-over-Individuen erkannt, die den Phänotypus *el* +<sup>serp</sup> und +<sup>el</sup> *serp* tragen. Sie sind aus einem einfachen Austausch (oder einem 3fachen, falls wir einen solchen überhaupt in Betracht ziehen wollen) hervorgegangen. Bei der Kreuzung *dich pal serp*/*dich pal serp* × *dich pal serp*/+<sup>dich</sup>+<sup>pal</sup>+<sup>serp</sup> aber gelten nicht nur die *dich* +<sup>serp</sup> und +<sup>dich</sup> *serp*, sondern ebenso die *dich* (+<sup>pal</sup>) *serp* und +<sup>dich</sup> (*pal*) +<sup>serp</sup> Pflanzen als Austauschindividuen. Die ersten beiden sind durch einfaches, die letzten beiden durch doppeltes crossing-over zwischen *dich* und *serp* entstanden. Während also im 1. Fall — bei der *el serp*-Gruppe — nur der einfache Austausch in die Berechnung des crossing-over-Wertes gelangte, konnte im 2. Fall — bei der *dich pal serp*-Gruppe — der Gesamtaustausch den crossing-over-Wert bestimmen. Es soll nun untersucht werden, in welcher Weise die Erfassung des doppelten Austausches den crossing-over-Wert beeinflusst.

Theoretisch sollte bei einer zufallsmäßigen Verteilung der Austauschvorgänge eine Veränderung der absoluten Zahl die einfachen und doppelten crossing-over in gleichem Maße treffen. Im Material wurden jedoch Ausnahmen hiervon gefunden. Bei einer Erhöhung des einfachen Austausches kann gleichzeitig eine Verminderung des doppelten Austausches vorkommen und umgekehrt. Diese Fälle sind jedoch so selten, daß sie keinen Einfluß auf das Gesamtergebnis haben, und gerade bei *el serp*/++ liegt das größte Material vor, so daß kleinere Abweichungen bei einzelnen Infloreszenzen nicht ins Gewicht fallen, da sie auch nicht statistisch gesichert sind. Die Erfassung des doppelten Austausches in den Dreipunktversuchen und ihre Vernachlässigung in den Versuchen mit nur 2 Markierungsgenen auf einer verhältnismäßig langen Strecke hat aber noch eine andere Folge. In Tabelle 13 sind die Ergebnisse dargestellt, die für die Gruppe *dich pal serp* bei der rechnerischen Erfassung des einfachen, doppelten und des Gesamtaustausches erhalten wurden. Es werden die Knospen a und b einander gegenübergestellt. Wenn nur der einfache Austausch erfaßt wird, läßt sich die Differenz nicht sichern, noch weniger, wenn nur der doppelte Austausch berücksichtigt wird. Bei Verwendung des korrigierten Rekombinationswertes aber ist die Differenz zwischen beiden Knospen sicher nachzuweisen. Bei der Erfassung nur des einfachen Austausches wäre das Ergebnis negativ gewesen.

Tabelle 13. Gegenüberstellung der Differenzen zwischen zwei crossing-over-Werten, berechnet für den einfachen, doppelten und berichtigten Rekombinationswert. Zugrunde gelegt sind die Ergebnisse aus Rückkreuzungen  $\frac{\text{dich pal serp}}{\text{dich pal serp}} \times \frac{\text{dich pal +serp}}{+\text{dich +pal serp}}$  mit Pollen von Pflanzen, die 24 Std einer Temperatur von  $10^{\circ}$  ausgesetzt waren.

		Austausch %	$\pm m$	$\frac{\text{Diff}}{m_{\text{Diff}}}$	p
einfaches crossing-over	a . . . . .	40,28	1,93	2,15	0,05—0,02
einfaches crossing-over	b . . . . .	34,16	2,08		
doppeltes crossing-over	a . . . . .	4,36	0,80	1,77	0,1—0,05
doppeltes crossing-over	b . . . . .	2,49	0,68		
berichtigter Rekombinationswert	a .	49,00	1,97	3,40	< 0,001
berichtigter Rekombinationswert	b .	39,14	2,12		

Dieser Fall liegt aber bei der Gruppe *el serp* vor. Diese Faktoren begrenzen eine Strecke, auf der ihrer Länge nach ein doppeltes crossing-over möglich ist, das in diesem Zweipunktversuch aber nicht erfaßt werden kann. Jeder einzelne Austauschwert stellt demnach nur einen Teil der tatsächlichen Austauschvorgänge dar, und die Teildifferenz zwischen diesen Werten war für die statistische Sicherung nicht groß genug. Die Möglichkeit einer Sicherung der Gesamtdifferenz bleibt jedoch bestehen. Die negativen Ergebnisse können zwar nicht als Beweis für die Hypothese eines Zusammenhanges zwischen den Veränderungen der Chiasmenbildung und des crossing-over verwendet werden, aber die genauere Betrachtung der Daten zeigt, daß sie auf keinen Fall als Gegenbeweise gewertet werden können.

Bei der theoretischen Ausdeutung der Zusammenhänge muß jedoch noch mit einer weiteren Möglichkeit gerechnet werden, nämlich daß einzelne Chromosomen, eventuell Chromosomenabschnitte, in unterschiedlichem Maße von den möglichen Veränderungen der Chiasmenhäufigkeit und damit des crossing-over betroffen werden. Eine strenge Parallelität der Befunde braucht somit nicht einmal in allen Fällen gegeben zu sein, da sich der Endbindungswert auf die Gesamtheit aller Chromosomen bezieht und somit einen Durchschnittswert darstellt, während das crossing-over einem bestimmten Chromosomenabschnitt zugeordnet ist. Daß trotzdem die Parallelität so deutlich zum Ausdruck kommt, beweist, daß bei *Antirrhinum* nicht mit größeren Differenzen in der Reaktion einzelner Chromosomen gerechnet zu werden braucht.

#### Zusammenfassung.

1. Verschiedene Faktorenkombinationen von *Antirrhinum majus* wurden einer zytologisch-genetischen Untersuchung unterzogen.
2. Die Freilandwerte zeigten sowohl im Durchschnitt als auch in den Einzelwerten einen erhöhten Endbindungswert gegenüber früheren Untersuchungen. Ernährungsphysiologische Verhältnisse konnten als Ursache wahrscheinlich gemacht werden.
3. Die Inhomogenität der Freilandwerte ist bedingt durch die jeweils unterschiedlichen Außenbedingungen während der Ablaufszeit der Meiosis. An Hand der Trocken-, Naß- und Temperaturschockversuche konnte außerdem auf die Abhängigkeit des Bindungsverhaltens von der Reaktionsweise der Pflanzen hingewiesen werden.



4. Die Pflanzen wurden erstens 4tägiger Trockenheit, zweitens 4tägiger reichlicher Wasserzufuhr und drittens einem 24stündigen Aufenthalt in einer Temperatur von  $10^0$  ausgesetzt. In der zytologischen Untersuchung wurde für jede Behandlungsart im Durchschnitt ein Anstieg des Bindungsausfalles festgestellt.

5. Genetische Parallelversuche wurden für die Trocken-, Naß- und Temperaturbehandlung durchgeführt. Sie bestätigten im wesentlichen die zytologischen Ergebnisse durch eine Verminderung der crossing-over-Werte bei vorhandenem Anstieg des Endbindungswertes bzw. durch Gleichheit der ersteren bei ebensolcher der letzteren. Für diesen Fall wurde die Parallele zwischen zytologischen und genetischen Werten gefunden, obwohl die crossing-over-Werte während der Gesamtzeit der Versuche erhebliche Veränderungen aufwiesen; dadurch wurde die Gültigkeit dieser Ergebnisse der ersten Art gleichgesetzt.

6. In 2 Versuchsserien der Faktorenkombinationen *el serp* ließen sich die zytologischen und genetischen Daten nicht restlos in Übereinstimmung bringen. Als Ursache dieses Befundes konnte auf die geringe zytologische Differenz in Verbindung mit der Erfäßbarkeit nur des einfachen crossing-over hingewiesen werden. Durch das Auffinden der Ursachen für den scheinbaren Mangel einer Abhängigkeit von zytologischer Chiasmenbildung und genetischem crossing-over wurde den Ergebnissen die Beweiskraft gegen die Theorie genommen und auf Grundlagen hingewiesen, welche die Voraussetzung für die Erfassung einer Parallele der genannten Vorgänge bilden.

### Literatur.

CREIGHTON, H. B., and B. MCCLINTOCK: A correlation of cytological and genetical crossing-over in *Zea Mays*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **17**, 492 (1931). — ERNST, H.: Meiosis und crossing-over. Z. Bot. **33**, 241 (1938/39). — Zytogenetische Untersuchungen an *Antirrhinum majus* L. Z. Bot. **34**, 81 (1939). — FISHER, R. A.: Statistical methods for research workers. London 1938. — HARTE, C.: Meiosis und crossing-over. Z. Bot. **38**, 65 (1942). — KISCH, R.: Die Bedeutung der Wasserversorgung für den Ablauf der Meiosis (Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VI.) Jb. wiss. Bot. **85**, 3, 450 (1937b). — KUCKUCK, H.: Untersuchungen über Koppelungen bei *Antirrhinum majus*. VIII. Die Genkarte des Uni-Chromosoms. Z. Abstammungslehre **75**, 24 (1938). — KUCKUCK u. R. SCHICK: Die Erbfaktoren bei *Antirrhinum majus* und ihre Bezeichnung. Z. Abstammungslehre **56**, 51 (1930). — OEHLKERS, F.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. Z. Bot. **29**, 1 (1935). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. Z. Bot. **30**, 253 (1936). — Neue Versuche über zytologisch-genetische Probleme (Physiologie der Meiosis). Biol. Zbl. **57**, 126 (1937). — Die zytologischen Grundlagen des genetischen crossing-over. Ber. dtsh. bot. Ges. **55**, 1. G.V.H., 97 (1937). — Über die Erbllichkeit des cruciata-Merkmals bei *Oenothera*; eine Erwiderung. Z. Abstammungslehre **1938**, 277. — Meiosis und crossing-over. Zytogenetische Untersuchungen an *Oenothera*. Z. Abstammungslehre **1940**, 157. — SCHICK, R., u. H. STUBBE: Die Gene von *Antirrhinum majus* II. Z. Abstammungslehre **62**, 3 (1932). — Die Gene von *Antirrhinum majus* III. Z. Abstammungslehre **66**, 425 (1934). — STERN, C.: Zytologisch-genetische Untersuchungen als Beweise für die MORGANSche Theorie des Faktorenaustausches. Biol. Zbl. **51**, 547 (1931). STRAUB, J.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. Z. Bot. **30**, 1 (1936). — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VII. Z. Bot. **32**, 225 (1937). — Polyploidieauslösung durch Temperatureinwirkungen. (Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der reproduktiven Phase von *Gasteria*.) Z. Bot. **34**, 385 (1939). — STUBBE, H.: Die Gene von *Antirrhinum majus* IV. (Zur Angleichung der *Antirrhinum*-Nomenklatur an die Vorschläge der Nomenklatur-Kommission des 7. Internat. Genetiker-Kongr., Edinburgh 1939.) Z. Abstammungslehre **79**, 401 (1941). — WIEBALCK, U.: Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis XI. Reifeteilung und Kohlehydratspiegel der Pflanzen. Z. Bot. **36**, 161 (1940).

Dr. MARGOT RUDOLF-LAURITZEN,

Max Planck-Institut für Züchtungsforschung, Voldagsen.

Aus dem Institut für Allgemeine Biologie der Universität Wien.

*CATARACTA HEREDITARIA SUBCAPSULARIS:*  
EIN NEUES, DOMINANTES ALLEL BEI DER HAUSMAUS.

Von

OLIVER E. PAGET.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. Dezember 1952.)

Das in dieser Arbeit beschriebene erbliche dominante Merkmal bei der Hausmaus wurde das erste Mal in einem Albinostamm entdeckt, dessen Herkunft sich leider nicht mehr rekonstruieren ließ, da er aus einer Massenkultur stammte.

Die ersten Erkennungszeichen des Merkmals, dessen beginnende Ausbildung sich in einer, später noch eingehender beschriebenen, anscheinenden Deformation der Linse äußert, treten in einem Alter von 2—3 Wochen in Erscheinung, doch ist die Bildung der endgültigen Katarakt abhängig von Homo- oder Heterozygotie des Merkmals. Das Durchschnittsalter hierfür liegt bei 5—7 Wochen, doch wurde das erste Auftreten einer fertig ausgebildeten Katarakt auch schon in einem Alter von 10 Tagen beobachtet.

Die Erscheinung beruht auf einer Verflüssigung des Linsenkörpers, die, ausgehend von der subkapsulären Zone zwischen Linsenrinde und -kern, diesen, also das entstehungsmäßig älteste Linsenmaterial nicht miterfaßt, so daß der Kern nach Durchtritt der Flüssigkeit durch die erhalten bleibende Linsenkapsel in dem in seinem Volumen wesentlich verkleinerten Linsenkörper liegen bleibt. Durch die große Menge der Flüssigkeit, die sich durch diesen Vorgang zwischen Linsenkapsel und Retina ansammelt, kommt es zu einer starken Quellung der Retina, die jedoch auf diese beschränkt bleibt und Pigmentepithel, Chorioidea und Sklera nicht miterfaßt.

Die starke und gleich zu Beginn auftretende Eintrübung des Kernes ist auf das Eindringen von Flüssigkeit zwischen die einzelnen Linsenfasern zurückzuführen. Die ursprünglich fast kugelförmige Linse wird in ihrer Größe und Form derartig verändert, daß sich die Breite zur Höhe annähernd wie 2:1 verhält. Durch die starke Quellung der Retina kommt es zu starken Spannungsdifferenzen, die sich in einer, stellenweise bis zur Höhe der zusammengeschrumpften Linse ansteigenden Faltung auswirken.

Das Merkmal wurde mit drei verschiedenen Methoden untersucht: 1. grobe Sektion nach Fixierung in BOUINS Pikro-Formol mit einer Rasierklinge und Beobachtung unter dem Binokular. 2. Histologische Schnitte nach zwei Methoden: a) Gefrierschnitte; b) Paraffinschnitte. 3. Schließlich wurden die Augen auch in vivo unter dem Binokular untersucht. Bei Albinoaugen direkt durch die Iris, bei pigmentierten nach Behandlung mit 4—5%igen Homatropin.

Im Entwicklungsablauf des Merkmals lassen sich vor allem zwei verschiedene Formen ziemlich klar unterscheiden, die die häufigsten sind, während andere, seltene Formen als zufällige Abwandlungen dieser beiden Typen aufgefaßt werden können. Mit der Homo- oder Heterozygotie des Merkmalsträgers scheinen diese Ablaufformen nichts zu tun zu haben.

Die Erscheinung der einen, als „deformierte Linse“ bezeichneten Veränderung ist auf eine fortschreitende Verflüssigung der subkapsulären Randgebiete zurückzuführen. Es muß jedoch betont werden, daß der Ausdruck „deformierte Linse“ lediglich den optischen Eindruck wiedergibt. Die Linsenkapsel bleibt von dieser Veränderung unbeeinträchtigt, doch kommt es in späteren, fortgeschrittenen Stadien zu einer Schrumpfung derselben, die zu einer strahlenförmigen Einziehung am posterioren Pol führt. Die durch diesen Prozeß gebildete Flüssigkeit diffundiert nun einerseits durch die Linsenkapsel in den Raum zwischen dieser und der *Membrana limitans interna*, andererseits dringt sie aber auch zwischen die Linsenfaser des noch erhalten gebliebenen Kernrestes bzw. zwischen die Fasern der um den Äquator liegenden und am längsten erhalten bleibenden Kernzone ein und bedingt dadurch eine fortschreitende Eintrübung derselben. Diese läßt sich auch bei makroskopischer Betrachtung in Albinoaugen durch die Iris, bei pigmentierten Augen nach Einwirkung von Homotropin sehr schön verfolgen. In diesem Fall bleibt die Rindensubstanz teilweise erhalten und nur die Schicht zwischen Rinde und Kern wird aufgelöst. Es muß jedoch festgestellt werden, daß der Ablauf des ganzen Geschehens äußerst mannigfaltig sein kann und durchaus nicht immer, wie eben beschrieben, abläuft, wenn es sich dabei auch um den häufigsten Typus handelt.

Eine zweite mögliche Form des Ablaufes besteht darin, daß die Eintrübung vom Linsenkern selbst ihren Ausgang nimmt und den ganzen Kern erfaßt, während der Rest der Linse durchscheinend und klar bleibt. Ob dieser Vorgang darauf zurückzuführen ist, daß es zu einer plötzlichen totalen Verflüssigung der Rindensubstanz kommt oder ob diese unbeeinflusst bleibt, ist noch nicht geklärt.

Eine andere Erscheinungsform zeigt eine gewisse Parallele zu der beim Menschen bekannten *Cataracta Morgagniana*, bei der ein harter Kern frei in der ganz verflüssigten *Corticalis* beweglich ist. Diese Form ist verhältnismäßig selten, ist aber, wie auch alle anderen beschriebenen Formen, vollkommen unabhängig von Alter und Geschlecht des befallenen Tieres. In diesem Fall liegt der Kern in einem völlig durchsichtigen Medium, in dem er, der Schwerkraft folgend, zu Boden sinkt. Auch in diesem Fall bleibt die Linsenkapsel erhalten.

In manchen anderen beobachteten Fällen erinnert die Form und Ausbildung an die *Cataracta pulverulenta* (schneeballartige Zentralkatarakt) beim Menschen, wobei anfänglich punktförmige und stäbchenartige Trübungen auftreten, die sich schließlich verdichten, bis eine einheitliche, dichte Trübung zustande kommt. In diesem Fall kommt es zu einer Verlagerung des Kernes nach rückwärts. Im Falle des Menschen ist die Erscheinung wahrscheinlich auf eine Störung in der Abschnürung des Linsenbläschens zurückzuführen.

Das Erbmerkmal zeigt, ganz abgesehen von der andersartigen Vererbung, kaum irgendwelche Ähnlichkeiten mit dem von FRASER und HERER (1948) beschriebenen und als *lr*, „*lens rupture*“ bezeichneten Erscheinungsbild. Es kam in keinem einzigen Fall zu einem Durchtritt des Kernes durch die Pupille zwischen Cornea und Iris, wie auch niemals eine Zerreißung der Linsenkapsel beobachtet werden konnte. Das ganze Geschehen spielt sich innerhalb der Linsenkapsel ab, die bis in die spätesten Stadien hinein erhalten bleibt und entweder in morphologisch stark verändertem Zustand, teils geschrumpft, teils in ihrer Größe stark reduziert, den noch verbliebenen Rest des Kernes und etwas Rindensubstanz



einschließt oder jedoch bei völliger Auflösung des Linsenmaterials den verbleibenden Kern und das umgebende flüssige Medium einschließt.

Es konnte bei allen bisherigen Untersuchungen kein Unterschied in der Ausbildung, dem Ablauf und der Häufigkeit der verschiedenen Formen zwischen Männchen und Weibchen beobachtet werden. Auch wurde kein einziger Fall festgestellt, in dem nur eines der beiden Augen von der Veränderung betroffen war. Es zeigten sich im Ablauf natürlich gewisse kleinere Unterschiede zwischen links und rechts, doch blieben diese in kleinsten Grenzen. Vor allem wurde niemals beobachtet, daß der Typus der Kataraktform bei den beiden Augen eines Individuums verschieden war.

### *Kreuzungen.*

Aus den ersten durchgeführten Kreuzungsexperimenten war zu ersehen, daß es sich um ein dominantes Merkmal handelt. Bei den weiteren Kreuzungen zwischen Merkmalsträgern und Nichtmerkmalsträgern wurde daher eine Trennung der homozygoten und heterozygoten Merkmalsträger durchgeführt, um die zu erwartenden Zahlenverhältnisse nicht zu verwischen. Die Anstellung der Hauptversuche erfolgte daher erst, nachdem jeweils durch mehrere, mit dem gleichen Tier durchgeführte Kreuzungen einwandfrei festgestellt worden war, um welche genetischen Verhältnisse es sich bei dem betreffenden Individuum handelte. Daraufhin wurden folgende Gruppen gebildet:

1. 17 Kreuzungen zwischen Kontrolltieren und heterozygoten Merkmalsträgern, darunter beide Kreuzungsrichtungen. Unter der Gesamtzahl von 64 Nachkommen in der  $F_1$  waren 37 Kataraktträger (14 Weibchen und 23 Männchen) und 27 Normaltiere (11 Weibchen und 16 Männchen). Es zeigte sich also eine ziemlich gute Annäherung an das zu erwartende Zahlenverhältnis von 32:32.  $\chi^2 = 1,56$ .

2. Bei 4 Kreuzungen zwischen Kontrolltieren und homozygoten Merkmalsträgern ergab sich eine Nachkommenschaft von 18 Tieren (6 Weibchen und 12 Männchen), die sämtlich die Katarakt zeigten.

3. In 17 Kreuzungen zwischen heterozygoten Merkmalsträgern ergab sich eine Nachkommenschaft von 58 Tieren, darunter 41 Kataraktträger (18 Weibchen und 23 Männchen) und 17 Normaltiere (7 Weibchen, 10 Männchen). Die bei einem Verhältnis von 3:1 zu erwartenden Zahlen von 43,5:14,5 waren also im Versuch mit sehr guter Annäherung realisiert.  $\chi^2 = 0,57$ .

4. In 8 Kreuzungen zwischen nachgewiesenen homozygoten mit heterozygoten Merkmalsträgern zeigten, wie zu erwarten, alle 29 Nachkommen (15 Weibchen, 14 Männchen) die Katarakt.

5. Das gleiche gilt für die 12 Nachkommen (6 Weibchen, 6 Männchen) aus 3 Kreuzungen zwischen nachgewiesenen homozygoten Kataraktmäusen.

Es ist damit erwiesen, daß es sich um ein einfaches, dominantes Merkmal handelt. Die für einen derartigen Erbgang zu erwartenden Zahlenverhältnisse ließen sich innerhalb der Fehlergrenzen so weit verifizieren, daß die Penetranz als eine vollständige angesehen werden kann. Weiters kann festgestellt werden, daß die homozygoten Merkmalsträger lebensfähig und voll fertil sind. Die Jungtiere zeigten in allen angeführten Kreuzungen eine Mortalitätsrate, die sich von der aus Kontrollkulturen nicht unterschied. Zu dem zugunsten der Männchen

verschobenen Geschlechtsverhältnis ist festzustellen, daß auch dieses in meinen Normalkulturen in ungefähr dem gleichen Ausmaß auftritt. Worauf diese Erscheinung zurückzuführen ist, ist nicht geklärt und wurde auch nicht untersucht.

*Beeinflussung des Zeitpunktes des Auftretens durch Hetero- oder Homozygotie.*

Der Zeitpunkt des ersten Auftretens der ausgebildeten Katarakt schwankt zwischen 10 Tagen und 14 Wochen. Es wurden Fälle beobachtet, in denen Tiere 13 Wochen nach der Geburt noch normal waren, innerhalb einer weiteren Woche jedoch die Katarakt fertig ausgebildet wurde. Die gleiche Entwicklungsdauer zeigte jedoch auch ein Fall, bei dem nach 3 Wochen beide Augen noch normal waren, nach 4 Wochen aber bereits eine fertig ausgebildete Katarakt vorlag.

Obwohl natürlich nicht bei allen untersuchten Tieren jeweils der erste Zeitpunkt des Auftretens festgestellt werden konnte, so liegen mit der Protokollierung des ersten beobachteten Vorhandenseins des Merkmals doch zumindest obere Grenzen vor. Dabei zeigt sich nun, daß ein ziemlicher Unterschied zwischen jenen Kreuzungen festgestellt werden konnte, in denen Merkmalsträger mit Nichtmerkmalsträgern gekreuzt wurden und jenen, in denen beide Elternteile befallen waren. Während in der ersten Gruppe das Durchschnittsalter des ersten Auftretens bei  $8,1 \pm 0,42$  Wochen lag, war das entsprechende Durchschnittsalter der zweiten Gruppe mit  $5,5 \pm 0,34$  anzusetzen. Wenn es sich dabei auch um Durchschnittswerte handelt, die außerdem an der oberen Grenze liegen, und sowohl in der ersten als auch in der zweiten Gruppe Werte darunter und darüber festgestellt werden konnten, so ist die Einwirkung des Zufalls bei der Zahl der untersuchten Tiere bereits auszuschließen (47 bzw. 82). Die Differenz ist 2,6, der mittlere Fehler der Differenz ist  $\pm 0,87$ , so daß das Ergebnis als statistisch gesichert angesehen werden kann. Da in der zweiten Gruppe, in der beide Elternteile befallen waren, in der  $F_1$  nicht nur Homozygote, sondern auch Heterozygote enthalten sind, ist als sicher anzunehmen, daß bei genügend großen Zahlen mit nur homozygoter  $F_1$  das erste Auftreten noch früher anzusetzen sein wird. Es ist jedoch klar, daß diese Frage noch einer weiteren Untersuchung bedarf. In bezug auf den ersten Zeitpunkt des Auftretens der „deformierten Linse“ (Beginn des Wassereintrittes) konnte zwischen den beiden Gruppen kein wesentlicher Unterschied festgestellt werden.

Es konnte bei allen durchgeführten Versuchen kein Anzeichen einer Geschlechtsgebundenheit des Merkmals festgestellt werden.

Es wird vorgeschlagen, das Merkmal „*Cataracta hereditaria subcapsularis*“ zu nennen und durch das Symbol „*CT*“ auszudrücken.

*Diskussion.*

Die beschriebene dominante Form einer „*Cataracta hereditaria subcapsularis*“ bietet, gleich der von FRASER und HERER (1950) beschriebenen, rezessiven „*lens-rupture*“-Mutante, die Möglichkeit, eine Reihe von nicht unbedingt miteinander kombiniert vorkommenden ophthalmologischen Veränderungen sowohl getrennt als auch gemeinsam in Wechselwirkung beobachten und untersuchen zu können.

Der Umstand, daß das neue Allel „*CT*“ trotz seiner Dominanz weder bei Heterozygotie noch bei Homozygotie zu einer Herabsetzung der Fertilität oder der

Vitalität führt, macht es für genetische und ophthalmologische Untersuchungen besonders wertvoll. Eine mögliche Kombination der beiden Allele „*CT*“ und „*lr*“ wird vielleicht interessante Einblicke in die Entstehungsgeschichte und den Ablauf kataraktöser Entartungen des Auges gestatten. Was die bisher bekannten

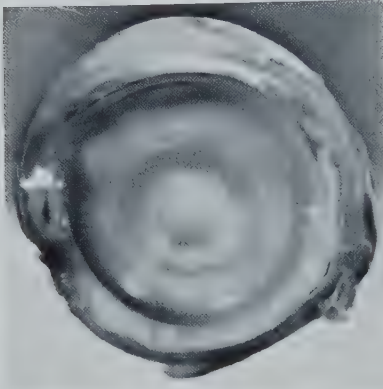


Abb. 1.

Abb. 1. Normales Auge (Albino), Längsschnitt. Die Linse erfüllt fast den ganzen Augenraum, der Kern ist gut erkennbar. Die Retina ist von normaler Dicke und liegt der Linse eng an.



Abb. 2.

Abb. 2. Katarakt im Anfangsstadium (Albino), Längsschnitt. Die Linse ist bereits in ihrem Volumen etwas verkleinert, die Retina durch Quellung verdickt.

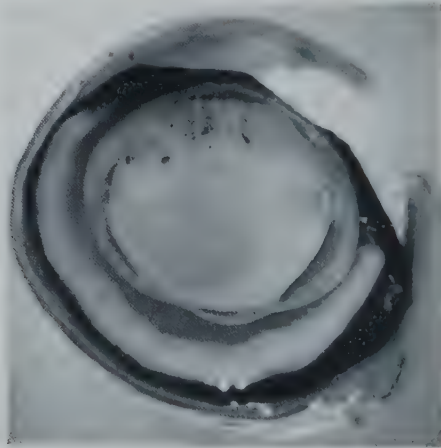


Abb. 3. Etwas späteres Stadium einer Katarakt (pigmentiert), Längsschnitt. Die Corticalis ist von der Linsenkapsel gelöst, das Linsenmaterial völlig getrübt, der Kern ist gegen den posterioren Pol des Auges abgesunken. Am anterioren Pol der Linse zeigen sich die ersten Auflösungserscheinungen.

Formen von erblicher Katarakt bei Mäusen, Ratten und Kaninchen betrifft, sei auf die eingehende Besprechung bei FRASER und HERER (1950) hingewiesen.

Es läßt sich im derzeitigen Stadium der Untersuchung noch nicht sagen, welche entwicklungsphysiologischen Ursachen für den Verlauf des ganzen Geschehens verantwortlich zu machen sind. Vor allem muß eine eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchung von hetero- und homozygoten Merkmalsträgern durchgeführt werden, mit der bereits begonnen wurde. Auch physiologische und biochemische Untersuchungen des Falles sind geplant. Diese werden wohl



auch ein Licht auf die Frage werfen, inwieweit die verschiedenen Ablaufformen in der Ausbildung der Katarakt lediglich ein variiertes Ausdruck des gleichen Geschehens oder inwieweit sie von physiologischen Faktoren abhängig sind.

Ich möchte Herrn Prof. Dr. J. PILLAT, Vorstand der I. Universitäts-Augenklinik, für seine liebenswürdige Unterstützung bei der Diagnose und Beurteilung

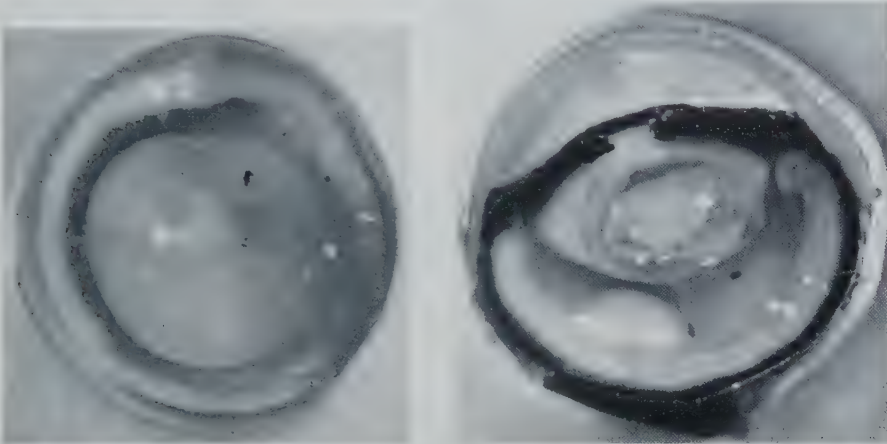


Abb. 4.

Abb. 5.

Abb. 4. Katarakt (Albino), Ansicht der Linse von unten. Man sieht eine sternförmige Einziehung der Linsenkapsel mit Wulstbildung am posterioren Pol durch Schrumpfung.

Abb. 5. Spätes Stadium einer Katarakt (pigmentiert), Längsschnitt durch die Pupille. Die Retina ist gequollen und zeigt eine dadurch bedingte Aufwölbung. Daneben ist die Arteria hyaloidea zu sehen. Die Linse ist stark verkleinert, ihre äquatoriale Kernbildungszone erscheint trotz der weitgehenden Auflösung des Linsenmaterials noch verdickt. Der Kern steht mit dem subkapsulären Material nur mehr durch Reste der in Auflösung befindlichen Teile in lockerer Verbindung.



Abb. 6. Spätes Stadium einer Katarakt (pigmentiert), Längsschnitt durch beide Augen. Die Retina ist maximal gequollen. Die Linse ist in ihrem Volumen auf ein Minimum reduziert, ihr Kern ist fast völlig von den Randzonen losgelöst.

des Materials bestens danken, ebenso Herrn Dr. S. NEUBERT für seine Hilfe bei den photographischen Aufnahmen und meinem Institutsvorstand Herrn Prof. Dr. F. MAINX für die Unterstützung meiner Arbeiten.

### *Zusammenfassung.*

1. Das beschriebene Merkmal „*Cataracta hereditaria subcapsularis*“ beruht auf einem einfachen, dominanten Faktor, der nicht geschlechtsgebunden ist. Die Koppelung mit anderen, bereits bekannten Genen wurde nicht untersucht.

2. Homozygote wie auch heterozygote Merkmalsträger sind voll fertil und auch in ihrer Vitalität in keiner Weise beeinträchtigt.

3. Durch eine Verflüssigung der subkapsulären Randgebiete kommt es zu einer kataraktösen Entartung der Linsenrinde und des Kernes. Bei gleichzeitiger Erhaltung der Linsenkapsel kann jedoch auch mit Ausnahme des Kernes das gesamte Linsenmaterial verflüssigt werden.

4. Der Ablauf des Geschehens im homozygoten wie auch heterozygoten Zustand scheint gleichartig zu sein, doch ist die Dauer des Geschehens bis zum fertig ausgebildeten Merkmal im homozygoten Zustand durchschnittlich um etwa ein Drittel herabgesetzt.

5. Man kann mehrere Ausbildungsformen ein und desselben Merkmals beobachten, wobei die jeweiligen Endstadien nicht miteinander identisch sind.

6. Es wird Aufgabe der weiteren Untersuchungen sein, festzustellen, inwieweit es sich dabei um physiologisch bedingte oder auf äußere Einflüsse zurückzuführende Variationen des gleichen Geschehens handelt.

### Literatur.

AXENFELD, TH.: Lehrbuch und Atlas der Augenheilkunde. Jena: Gustav Fischer 1920. — FRASER, F. C., and M. L. HERER: Lens rupture: A new, recessive gen in the house-mouse. *J. Hered.* **39**, 149 (1948). — FRASER, F. C., and M. L. HERER: The inheritance and expression of the lens-rupture gen. *J. Hered.* **41**, 1 (1950). — GRÜNEBERG, H.: Genetics of the mouse. Nijhoff 1952. — SMELSER, G., and L. v. SALLMANN: Correlation of microscopic and slitlamp examinations of developing hereditary cataracts in mice. *Amer. J. Ophthalm.* **32**, 1703 (1949).

Dr. OLIVER E. PAGET,

Institut für allgemeine Biologie der Universität Wien/Österreich.

---

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.

VERSUCHE ZUR AUSLÖSUNG VON MUTATIONEN  
BEI DER ZOOPHAGEN CYNIPIDE *PSEUDEUCOILA BOCHEI* WELD  
UND BEFUNDE ÜBER DIE STAMMSPEZIFISCHE ABWEHRREAKTION  
DES WIRTES *DROSOPHILA MELANOGASTER*.

Von  
EVA SCHLEGEL-OPRECHT.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. Dezember 1952.)

Inhalt.	Seite
I. Einleitung und Problemstellung . . . . .	246
II. Bestrahlungsversuche zur Auslösung sichtbarer Mutationen . . . . .	248
1. Material . . . . .	248
2. Technik . . . . .	249
3. Experimente . . . . .	250
A. Bestrahlung von Weibchen . . . . .	250
a) Unbesamte Weibchen . . . . .	250
b) Besamte Weibchen . . . . .	251
c) Entwicklungszustand der Nachkommen von unbestrahlten und bestrahlten <i>Pseudeucoila</i> -Weibchen . . . . .	252
d) Bestimmung der Kernphase bei voll ausgewachsenen Eiern . . . . .	254
B. Bestrahlung von Larven und Puppen . . . . .	256
C. Bestrahlung von Männchen . . . . .	257
III. Bestrahlungsversuche zur Auslösung dominanter Letalfaktoren . . . . .	259
1. Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei den Nachkommen bestrahlter Männchen . . . . .	259
2. Absterbedaten bei Eiern, Larven und Puppen in der F <sub>1</sub> bestrahlter Männchen . . . . .	263
a) Material und Methode . . . . .	264
b) Experimente . . . . .	264
c) Ergebnisse . . . . .	265
IV. Vergleich der Entwicklungszeiten bei nicht infizierten und infizierten Larven und Puppen von <i>Drosophila</i> . . . . .	266
1. Experimente . . . . .	266
2. Ergebnisse . . . . .	267
V. Die Chromosomenzahl bei <i>Pseudeucoila bochei</i> . . . . .	268
VI. Die Kapselbildung um <i>Pseudeucoila</i> -Keime als Abwehrreaktion bei Larven und Puppen von <i>Drosophila melanogaster</i> . . . . .	269
1. Einleitung . . . . .	269
2. Beschreibung der Reaktion bei Parasit und Wirt . . . . .	270
3. Problemstellung . . . . .	273
4. Experimente . . . . .	273
5. Selektion und Kreuzung . . . . .	276
Schlußzusammenfassung . . . . .	279
Literatur . . . . .	281



## I. Einleitung und Problemstellung<sup>1</sup>.

Kurz nachdem MULLERS erfolgreiche Experimente zur Auslösung von Mutationen mit Röntgenstrahlen bei *Drosophila melanogaster* bekanntgeworden waren, berichtete WHITING (1928) über entsprechende Versuche an der Braconide *Habrobracon juglandis* ASHMEAD. WHITING erzielte zahlreiche sichtbare Mutationen, vor allem der Augen, Flügel und Extremitäten. Spontan auftretende Mutationen waren schon früher festgestellt worden. *Habrobracon* erwies sich als günstiges Versuchstier, da die Männchen nur einen einfachen Chromosomensatz besitzen und die rezessiven Merkmalsänderungen deshalb sofort festgestellt werden können. Neben Mutationen in der Keimbahn traten auch somatische Mutationen (Mosaiktiere) und Gynander auf. Außer Röntgenstrahlen wurden mit Erfolg auch hohe Temperaturen (A. R. WHITING 1933f, 1934) und Neutronen (P. W. WHITING 1936) zur Mutationsauslösung verwendet. Die relativ hohe Spontanrate wie auch die leichte Ansprechbarkeit auf mutagene Agenzien zeigt, daß offenbar der Erbsubstanz von *Habrobracon* keine übermäßig hohe Stabilität zukommt.

An der Chalcidide *Mormoniella vitripennis*, die parasitisch auf Calliphora-Arten lebt, erhielt RAY (1948) ebenfalls durch Bestrahlung verschiedene Augenfarbenmutanten und dominante Letalfaktoren.

Nach einer persönlichen Mitteilung von WHITING erhielt man bei *Pachycrepoides dubius* ASHMEAD, einem weiteren Parasiten von *Drosophila*, viele Augenfarbenmutanten nach Behandlung mit Röntgenstrahlen.

KERSCHNER (1946) bestrahlte Männchen von *Melittobia* sp., einer Chalcidide. Er konnte auch bei dieser Wespe dominante Letalfaktoren nachweisen. Mit steigender Röntgendosis nahm wie bei *Habrobracon* und *Mormoniella* der Anteil der dominanten Letalfaktoren zu.

Ausgedehnte Strahlungsexperimente mit Röntgenstrahlen und Radium unternahmen SMITH-STOCKING (1936) und METZ (1939) an verschiedenen Arten der Pilzfliege *Sciara*. Entgegen den Erfahrungen bei anderen Insekten zeigten sich beim Versuch, sichtbare Mutationen zu erzeugen, große Schwierigkeiten. Schon die spontane Mutationsrate ist bei *Sciara* sehr niedrig. Die Bestrahlungen bei Adulttieren beider Geschlechter ergaben nur eine sehr geringe Zahl von sichtbaren Mutationen, die zudem nicht alle mit Sicherheit auf die Röntgenstrahlen zurückzuführen waren.

Nach diesen Erfahrungen war nicht vorauszusehen, wie erfolgreich Bestrahlungsversuche an einer weiteren Hymenoptere sich auswirken würden.

<sup>1</sup> Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. E. HADORN verdanke ich die Anregung zu dieser Arbeit. Für sein stetes Interesse, seine wertvollen Ratschläge und auch für seine Mühe danke ich ihm herzlichst.

Herrn Dr. W. JENNI möchte ich für die Überlassung der Ergebnisse seiner biologischen Untersuchungen und für die Zuchten meinen besten Dank aussprechen.

Verbindlichen Dank auch an Herrn Prof. H. R. SCHINZ, Direktor des Röntgeninstitutes des Kantonsspitals Zürich. Sein Entgegenkommen ermöglichte die Durchführung der Bestrahlungen. Herrn Dr. SCHÄRER vom Röntgeninstitut danke ich herzlich für die Überwachung der zahlreichen Bestrahlungen.

Herrn Prof. P. W. WHITING, Philadelphia, bin ich dankbar für seine Ratschläge und für das in freundlicher Weise übersandte Vergleichsmaterial.

*Pseudeucoila bochei* WELD ist eine zoophage Cynipide, die auf verschiedenen Arten der Fruchtfliege *Drosophila* parasitiert. Die Wespe wurde erstmals von L. H. WELD (1944) beschrieben und von W. JENNI (1947, 1951) eingehend untersucht.

Die Entwicklung von *Pseudeucoila* verläuft wie folgt: die Wespe legt ihre Eier in lebende, nicht gelähmte Larven des 2. oder 3. Stadiums von *Drosophila*. Stehen zahlreiche Fliegenlarven zur Verfügung, so wird meistens jeder Wirt nur mit einem Ei infiziert. Bei spärlichem Angebot an Larven finden sich in einem Wirt mehrere Parasiteneier. JENNI hat gezeigt, daß auch bei starker „Überinfektion“ stets nur je eine Wespe aus dem *Drosophila*-Puparium schlüpft.

Nach JENNI (1951) durchläuft *Pseudeucoila* 3 Larvenstadien. Der parasitierte Wirt entwickelt sich zunächst scheinbar normal, es gelingt ihm noch, sein Puparium zu bilden. In den meisten Fällen kommt es kurz vor der Ausfärbung der Augen zum Stillstand. Relativ rasch wird dann die Fliegenpuppe vom Parasiten aufgefressen.

Nach einer Entwicklungszeit von 18—23 Tagen schlüpft aus dem *Drosophila*-Puparium die Imago von *Pseudeucoila*.

Die bei Hymenopteren allgemein verbreitete Parthenogenese ist auch bei *Pseudeucoila* nachgewiesen. Aus unbefruchteten Eiern entstehen Männchen; aus den befruchteten entwickeln sich die weiblichen Tiere. Je nach den Zuchtbedingungen ergibt sich ein „normales“ Geschlechtsverhältnis mit 39—63% Männchen.

Bei Überinfektion zeigt das Geschlechtsverhältnis eine interessante Verschiebung (JENNI 1947). Stehen den weiblichen Tieren aus irgendeinem Grunde nur wenige *Drosophila*-Larven zur Eiablage zur Verfügung, so werden die Wirte mit mehreren Eiern infiziert. Die Parasiten beginnen sich zu entwickeln; jedoch gelangt nur ein Keim über das 1. Larvenstadium hinaus und schlüpft später als Imago. Die übrigen sterben sehr früh ab. In überinfizierten *Drosophila*-Larven können sie unbeweglich neben dem lebenden Keim gefunden werden. Die Ursachen dieses Absterbens der Überzähligen scheint auf einem chemischen Einfluß zu beruhen, der von dem einen erfolgreichen Parasiten ausgeht. Die toten Wespenlarven sind nicht verletzt und zur Zeit ihres Absterbens kommen weder Raum- noch Nahrungsmangel in Frage<sup>1</sup>.

Ist eine Wirtslarve mit befruchteten und unbefruchteten Eiern belegt, so ist der diploide Keim dem haploiden überlegen. Stets erreicht dann ein Weibchen das imaginale Stadium. Besteht deshalb in einer Wespenzucht eine starke „Überinfektion“, so wird das Geschlechtsverhältnis zugunsten der Weibchen verschoben. JENNI (1951) erhielt auf diese Weise bis zu 100% weibliche Tiere in einer Zucht.

In der vorliegenden Arbeit sollten zunächst vor allem die Ursache der Eliminierung von überzähligen Parasiten bei Überinfektion sowie die gleichzeitig sich ergebende Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der

<sup>1</sup> In einem einzigen Fall fand ich 2 Parasitenlarven im späten ersten Stadium, die anscheinend miteinander kämpften. Der eine der Parasiten verbiß sich so lange mit seinen Mandibeln in der Aftergegend des andern, bis dieser bewegungslos blieb. Diese Beobachtung deutet darauf hin, daß in seltenen Fällen die Ausmerzung des Rivalen auch durch direkte Bekämpfung erfolgen kann.

biparental entstandenen Weibchen untersucht werden. Die Verwendung von Markierungsgenen konnte dabei zur teilweisen Lösung dieser Probleme nützlich sein. Spontane sichtbare Mutationen wurden bis heute trotz der Kontrolle einer sehr hohen Zahl von Wespen aus Zuchten und aus Wildfängen nicht festgestellt. So konnten nur experimentell induzierte sichtbare Mutationen in Frage kommen. *Pseudeucoila* müßte sich ebenso wie *Habrobracon* für Mutationsversuche eignen, da bei den haploiden Männchen alle sichtbaren Mutationen im Phänotyp zu erfassen sind. Außerdem ermöglicht der Haplo-Diplomechanismus von *Pseudeucoila* zwischen Sterilitätsfaktoren und dominanten Letalfaktoren zu unterscheiden.

Als Agenzien für Mutationsexperimente kamen Temperaturänderungen, Ultraviolett, Infrarot, Chemikalien und ionisierende Strahlen in Frage. Da sich Röntgenstrahlen bei Versuchen vor allem an *Drosophila* und *Habrobracon* sehr bewährt hatten, wurden die Experimente bei *Pseudeucoila* ebenfalls damit durchgeführt.

Bis heute gelang es nicht, bei *Pseudeucoila* solche sichtbare Mutationen zu induzieren, die in Dauerzuchten gehalten werden konnten. In 2 Fällen traten wohl phänotypische Veränderungen auf. Da eine Weiterzucht aber nicht möglich war, konnte der Beweis für das Vorliegen einer sichtbaren Mutation nicht erbracht werden.

Nach diesen Erfahrungen wurde die Arbeit auf weitere Gebiete ausgedehnt. Die Bestrahlungsexperimente wurden zunächst noch weiter durchgeführt, um das eventuelle Auftreten von dominanten Letalfaktoren festzustellen. Die damit verbundene nähere Untersuchung des Geschlechtsverhältnisses führte dann zur Bestimmung der Chromosomenzahl. Später wurde der Wechselbeziehung zwischen Wirt und Parasit Beachtung geschenkt. Verschiedene Wildstämme von *Drosophila melanogaster* weisen eine Abwehrreaktion gegen die Infektion mit *Pseudeucoila*-Eiern auf. Die Fliegenlarve bildet um den Parasiten eine dunkel pigmentierte Kapsel, aus der er sich in vielen Fällen nicht mehr befreien kann. Die wechselnde Stärke dieser Abwehr erwies sich als stammspezifisch. Durch Selektion und anschließende Kreuzung gelang es zu zeigen, daß die Fähigkeit der Kapselbildung in verschiedenen Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* genetisch festgelegt ist.

## II. Bestrahlungsversuche zur Auslösung sichtbarer Mutationen.

### 1. Material.

Für die hier beschriebenen Experimente wurden Wespen aus Wildfängen vom Sommer 1951 und Tiere aus Zuchten, die seit einigen Jahren im Laboratorium gehalten worden waren, verwendet. Die Wespen wurden aus heterogen zusammengesetzten Kulturen entnommen, da die Vitalität von *Pseudeucoila* in rein gezüchteten Stämmen stark herabgesetzt sein kann.

Bestrahlt wurden:

a) Weibchen jeden Alters, meistens jedoch ganz junge Imagines. Das Ovar des frisch geschlüpften weiblichen Tieres enthält zum größten Teil nur reife Eier. Im Gegensatz zu *Habrobracon* ist die Oogenese beim Ausschlüpfen fast vollständig abgeschlossen. Ein ähnliches Verhalten wurde von FRÜHAUF (1924) an einer Eichengallwespe (*Biorhiza aptera* Bosc.) und von METZ (1939) bei der Pilzfliege *Sciara* beobachtet.



Durch die Bestrahlung können bei unbesamten Wespen allein in den Eiern Mutationen entstehen, bei den begatteten Tieren sind Mutationen im Erbgut von Eiern und Spermien möglich. Bei den vorliegenden Experimenten kamen zum Teil unbefruchtete und zum Teil begattete Weibchen zur Verwendung. Die Wespe beginnt nach JENNI (1951) sofort nach dem Verlassen des *Drosophila*-Puparium mit der Eiablage.

b) Larven und Puppen in verschiedenen Stadien, innerhalb des *Drosophila*-Puparium liegend. Die Wespenlarven können im späten 2. Stadium, also ungefähr 140 Std nach der Infektion, von außen festgestellt werden. Es bietet deshalb Schwierigkeit, frühere Stadien mit Erfolg zu bestrahlen. Das Geschlecht des Parasiten kann erst bei der Puppe durch das Fliegenpuparium hindurch bestimmt werden. Kurz vor dem Ausfärben des Körperpigmentes lassen sich die langen Antennen der Männchen von den kurzen der Weibchen innerhalb des Wirtspuparium unterscheiden.

c) Männchen, meistens ganz junge Tiere. Eine Kopulation kann sofort nach dem Schlüpfen stattfinden. Die bestrahlten Männchen wurden mit unbegatteten Weibchen gepaart, entweder nur mit einem weiblichen Tier oder auch mit verschiedenen Weibchen an aufeinander folgenden Tagen.

Der Nachweis von rezessiven Mutationen im Erbgut eines Spermiums kann erst bei den Großsöhnen des betroffenen Männchens erbracht werden. Töchter, deren väterlicher Chromosomenanteil eine oder mehrere Mutationen besitzt, bringen zur Hälfte Söhne hervor, die das neue Merkmal sichtbar tragen.

## 2. Technik.

Für die Versuche kamen 2 Röntgennahbestrahlungsapparate zur Verwendung. Diese können innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne hohe Strahlendosen erzeugen. Je nach Dosis und Apparat wurden verschiedene Aluminiumfilter von 1,0—2,5 mm benützt. Der Abstand zwischen dem Fokus und den Versuchstieren betrug 2,2—4,2 cm. Die Bestrahlungsdauer variierte je nach Versuchsanordnung. Die Dosishöhe des ersten der benutzten Apparate schwankte um ungefähr  $\pm 50\%$ , eine physikalische Messung der Streuung konnte nicht durchgeführt werden. Beim zweiten der verwendeten Apparate wurde die Streuung der Dosis bestimmt, sie beträgt für unsere Versuchsanordnung  $\pm 20\%$ .

Die Bestrahlungen wurden in folgender Weise durchgeführt: auf einem Objektträger war ein Glasring von 1—2 mm Höhe mit einem Ringdurchmesser von 1,5 cm befestigt. Kurz vor dem Bestrahlen legte ich die leicht mit Äther narkotisierten Tiere in den Ring und schloß diesen dicht mit einem dünnen Cellophanpapier ab. Die Röntgenröhre konnte direkt auf das Cellophan gesetzt werden. Der Abstand zwischen dem äußeren Ende der Röhre und den Wespen wurde damit so klein, daß der Fokusabstand der Röhre zur Berechnung der Dosis eingesetzt werden konnte.

Nach der Behandlung wurden die Tiere entweder sofort mit *Drosophila*-Larven weitergezüchtet oder ohne Wirte gepaart und erst nach 24 Std zur Zucht angesetzt. Die bestrahlten Puppen konnten zur Weiterentwicklung auf feuchtem Fließpapier aufbewahrt werden. Alle Zuchten wurden im Thermostaten bei 23° C aufgezogen. Bei den ersten Versuchen erhielten die einzelnen Wespenweibchen für die Eiablage je Tag 150 *Drosophila*-Larven zur Verfügung. Eine „Überinfektion“ war damit vermieden. Später wurde die Zucht vereinfacht. In jede Flasche setzte man 5 Fliegenpaare auf *Drosophila*-Futter so lange zur Eiablage, bis die ersten Nachkommen das 2. Larvenstadium erreicht hatten. Dann wurden die Fliegen entfernt und die Wespen einzeln zur Infektion angesetzt. Auf diese Weise standen den Parasiten während ihrer Legetätigkeit ebenfalls so viele Wirte zur Verfügung, daß eine normale Eiablage gewährleistet war und keine Überinfektion auftrat.

Bei den Experimenten wurden insgesamt 2775 Tiere bestrahlt und ihre Nachkommen auf sichtbare Mutationen hin geprüft. Die Höhe der angewendeten Röntgendosen betrug 500—6000 r.

### 3. Experimente.

#### A. Bestrahlung von Weibchen.

##### a) Unbesamte Weibchen.

Tabelle 1. *Bestrahlung von unbefruchteten Weibchen mit verschiedenen hohen Röntgendosen.*

Versuchs-Nr.	Dosis r	Streuung in %	Bestrahlte ♀♀		Paarung nach Be- strahlung	Fertile ♀♀	Nachkommenzahl				Phänotyp der F <sub>1</sub> und F <sub>2</sub>
			Zahl	Alter			F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>		
							♂	♀	♂	♀	
3	500	± 50	12	frisch geschl.	+	1	—	2	—	—	wild
4	750	± 50	10	desgl.	+	1	18	36	18	19	wild
2, 5, 6	1000	± 50	43	„	+	0	—	—			
37a	1000	± 20	10	2—3 Tage	—	1	1	—			wild
1	2000	± 50	10	frisch geschl.	+	1	—	2	—	—	wild
37a	2000	± 20	10	2—3 Tage	—	0	—	—			
14	2500	± 50	17	2—3 Tage	+	0	—	—			
17	3000	± 50	57	2—3 Tage	—	2	10	—			wild
40, 37a	3600	± 20	317	2—3 Tage	—	0	—	—			
	bis 6000										

In 7 von 13 Versuchen fand nach der Behandlung eine Paarung mit unbestrahlten Männchen statt (+). Bei 6 Experimenten blieben die bestrahlten Weibchen unbesamt (—). Frisch geschl. = frisch geschlüpfte Tiere.

Die Tabelle 1 gibt die Zahl der bestrahlten unbefruchteten weiblichen Wespen mit ihren Nachkommen an, geordnet nach Dosis und Experiment. Nach der Behandlung wurden die Weibchen zum Teil mit unbestrahlten Männchen gepaart, zum Teil unbegattet angesetzt. Eine Wespe erzeugt im Durchschnitt gegen 200 Nachkommen. Diese Zahl schwankt je nach den Zuchtbedingungen. Alle Söhne und Töchter der bestrahlten Tiere wurden auf phänotypische Veränderungen hin untersucht. Da bei den weiblichen Nachkommen rezessive Mutationen nur homozygot erfaßt werden, kontrollierte ich auch die F<sub>2</sub>-Söhne der behandelten Wespen. Nur 6 von den 486 bestrahlten Weibchen lieferten adulte Nachkommen. Diese wiesen alle einen mit der Wildform übereinstimmenden Phänotypus auf. Bis zu einer Strahlendosis von 3000 r entwickelten sich aus den abgelegten Eiern von bestrahlten Weibchen noch Adulttiere. Schon von 1000 r an scheint aber die Anzahl der Nachkommen stark herabgesetzt zu sein. Die große Schwankung in der Dosis bei den verwendeten Apparaten läßt jedoch keine sicheren Schlüsse zu. Da beim Schlüpfen der Tiere die Oogenese fast abgeschlossen ist, beeinflußt das Alter der Imagines die Empfindlichkeit des Kernmaterials auf die Bestrahlung wohl kaum.

Gleichzeitig mit jedem Versuch waren Kontrollzuchten angelegt worden. Die Nachkommenzahl der unbehandelten Wespen wies keine Abweichung vom normalen Durchschnitt auf.

## b) Besamte Weibchen.

Tabelle 2. *Bestrahlung von befruchteten Weibchen.*

Experi- ment-Nr.	Dosis r	S %	Bestrahlte ♀♀		Nachkommenzahl				Phänotypus der F <sub>1</sub>
			Zahl	davon fertil	F <sub>1</sub>		F <sub>2</sub>		
					♂	♀	♂	♀	
8	2000	± 50	12	0	—	—			4 ♂♂ wild, 21 ♀♀ wild, 1 ♀ verkürzte Antennen
13	2500	± 50	28	2	4	22	?	—	
10, 11, 15, 16, 41	3000 bis 3600	± 50 und ± 20	390	0	—	—			

Unter den normalen Nachkommen befinden sich ein Weibchen mit veränderten Antennen (Abb. 1). S = Streuung in %.

Die Zahlen der bestrahlten, begatteten weiblichen Tiere und ihrer Nachkommen wurden ebenfalls tabellarisch (Tabelle 2) nach Dosis und Versuchsreihe zusammengestellt. Bei den verwendeten Wespen hatte eine Kopulation sofort nach dem Schlüpfen stattgefunden. Nach der Behandlung wurden die Tiere einzeln nach der oben erwähnten Art weiter gezogen. Alle Weibchen waren bei der Bestrahlung 2–3 Tage alt. Von den 430 bestrahlten Tieren lieferten einzig 2 Weibchen aus Experiment 13 adulte Nachkommen. Unter den Töchtern der einen der behandelten Wespen befand sich ein



Abb. 1. Links 2 verkürzte und veränderte Antennen (li. und re.) einer weiblichen Wespe, Tochter eines mit 2500 r behandelten Weibchens. Die Paarung hatte vor der Bestrahlung stattgefunden. Außer den Antennen ist das Tier normal. Rechts zum Vergleich eine normale Antenne. Vergr. etwa 185mal.

Tier mit beidseitig verkürzten Antennen mit je 9 verbreiterten Gliedern (Abb. 1). Die Antennenform erinnert an die Mutante „coalescent“ bei *Habrobracon* (MARTIN 1947). Da es nicht gelang, von diesem Weibchen Nachkommen zu erhalten, kann über diese Veränderung nicht ausgesagt werden, ob es sich um eine dominante Mutation oder eine nicht erbliche Mißbildung handelt. Die übrigen Nachkommen aus dem Versuch 13 zeigten keine Veränderungen. Alle Männchen wiesen die Wildform auf, die Weibchen erhielten normale Söhne als Nachkommen. Unter den Kontrollen war die normale Fertilität nicht herabgesetzt. JENNI (1951) beschreibt eine Form mit unregelmäßig verkrümmten Fühlern, deren Segmentzahl nicht genau angegeben werden konnte. Dieses Merkmal trat in den späteren Generationen nicht mehr auf.

Bei den hier zusammengefaßten Strahlungsexperimenten mit besamten und unbesamten Weibchen fällt vor allem die geringe Zahl der Tiere auf, die überhaupt eine adulte Nachkommenschaft lieferten. Dieser schwachen Fertilität können verschiedene Ursachen zugrunde liegen. In der Hälfte der Versuche aus a) kopulierten die bestrahlten, unbesamten Weibchen nach der Behandlung mit



unbestrahlten Männchen. Ein Fehlen der adulten Nachkommen könnte daher auf dominante Letalfaktoren hinweisen, oder es müßte sich um eine Schädigung der Eizelle schon vor der Befruchtung handeln. Bestrahlte Eier von unbesamt gebliebenen Weibchen aus der 2. Hälfte dieser Experimente könnten außerdem noch durch rezessive Letalfaktoren in ihrer Entwicklung gehemmt worden sein.

Bei den befruchteten Weibchen (Versuche aus b) werden Eier und Spermien von der Wirkung der Röntgenstrahlen betroffen. Auch hier ist mit dominanten Letalfaktoren oder aber mit einer Schädigung von Ei- bzw. Spermazelle zu rechnen.

Die Kontrolle der von bestrahlten Weibchen abgelegten Keime während ihrer Entwicklung zur Imago und die Bestimmung der Kernphase in reifen Eiern von *Pseudeucoila* konnten eventuell Aufschluß geben über das häufige Fehlen von Nachkommen bei bestrahlten weiblichen Tieren. Der folgende Abschnitt zeigt die Ergebnisse dieser Untersuchungen.

### c) Entwicklungszustand der Nachkommen von unbestrahlten und bestrahlten *Pseudeucoila*-Weibchen.

1. *Technik.* 20 bzw. 17 unbesamte, frisch geschlüpfte Weibchen wurden mit 1000 r bzw. 3000 r bestrahlt (Bestrahlungsdauer 2 min, 2 sec bzw. 6 min, 42 sec, Al-Filter 0,15 mm, Streuung  $\pm 20\%$ ). 20 Std nach der Behandlung übertrug man die Wespen einzeln zu je ungefähr 40 *Drosophila*-Larven in Schalen mit Standardfutter. Gleichzeitig wurden als Kontrollen 20 unbestrahlte, unbefruchtete, frisch geschlüpfte Weibchen einzeln auf die gleiche Weise zur Infektion angesetzt. 48 Std später entfernte man alle Wespen aus den Schalen. Die Sektion einer 1. Gruppe von Fliegenlarven aus der Hälfte der Schalen erfolgte 72 Std nach dem Ansetzen der Parasiten. Nach 3 weiteren Tagen wurde die 2. Gruppe seziiert. Insgesamt prüfte ich die Nachkommen, die während 2 Tagen von 20 unbestrahlten und 40 bestrahlten Wespen erzeugt worden waren.

2. *Sektionsbefunde.* Die Sektionen ergaben die in Tabelle 3 dargestellten Verhältnisse.

Tabelle 3. *Entwicklungszustand und Anzahl der Nachkommen unbestrahlter und bestrahlter, unbefruchteter Weibchen.*

Dosis r	1. Sektion Parasiten-Zahl					2. Sektion Parasiten-Zahl					
	gesamt	Ei	Kapsel mit Ei	1. Sta- dium Larve	Kapsel mit Larve	gesamt	Ei	Kapsel mit Ei	1. Sta- dium Larve	2. Sta- dium Larve	3. Sta- dium Larve
0	127	—	—	93 73%	34 27%	130			2 2%	50 38%	78 60%
1000	122	79 65%	13 11%	30 24%	—	44	26 59%	7 16%	4 9%	7 16%	—
3000	89	61 69%	27 30%	1 1%	—	126	104 83%	21 17%	—	—	—

Infektionsdauer 48 Std. Die 1. Sektion erfolgte 72—96 Std, die 2. 144—168 Std nach Zugabe der Parasiten zu den Wirtslarven.

3. *Ergebnisse.* Die Nachkommen der unbehandelten Parasiten entwickelten sich normal nach den Zeitangaben von JENNI (1951). 72 Std nach Beginn der Eiablage befanden sich alle Tiere im 1. Larvenstadium (Tabelle 3). Eier wurden in keinem Fall mehr vorgefunden. Die vom Wirt gebildeten Kapseln enthielten nur unbewegliche Parasitenlarven im 1. Stadium. Die Entstehung dieser Kapseln

wird auf S. 269 beschrieben. Nach 3 weiteren Tagen hatten sich 60% der Tiere bis zum 3. Larvenstadium entwickelt. 38% befanden sich im 2. Larvenstadium. Von 130 Parasiten waren nur noch 2 (2%) im 1. Larvenstadium. Abgestorbene oder eingekapselte Wespenlarven wurden bei der 2. Sektion nicht festgestellt.

Bei den Nachkommen der mit 1000 r behandelten Weibchen traten starke Störungen in der Embryonalentwicklung auf. 76 Std nach Beginn der Eiablage hatten nur 24% der Parasiten das 1. Larvenstadium erreicht. 65% der Eier blieben in ihrer Entwicklung stehen. 11% der Tiere wurden als Eier oder als Larven vom Wirt eingekapselt. Von 79 aus *Drosophila*-Puppen heraussezierten Eiern wurden 53 mit Orcein gefärbt und mikroskopisch untersucht. Bei einem Drittel der Eier konnte der Beginn einer Embryonalentwicklung festgestellt werden. In allen Fällen schienen die Kerne pyknotisch und stark vakuolisiert. Chromosomen waren zum Teil sichtbar, doch ließ sich ihre Zahl oder Anordnung nicht genau feststellen. Bei den übrigen Eiern hatte nach der Eiablage keine Kernteilung eingesetzt. Der stark gefärbte Dotter blieb fein verteilt. Ein Eikern konnte nirgends beobachtet werden. Die 2. Sektion (144—168 Std nach Beginn der Eiablage) ergab ungefähr dieselben Verhältnisse wie bei der 1. Sektion. 75% der abgelegten Eier hatten sich nicht entwickelt. Ein Teil davon war vom Wirt eingekapselt worden. Die abgestorbenen Eier befanden sich zwischen dem Fettkörper von Wirtspuppen oder von Imagines. 9% der Parasiten erreichten das 1., 16% das 2. Larvenstadium. Abgestorbene Larven konnten nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Trotz der verhältnismäßig niedrigen Röntgendosis von 1000 r scheint die Bestrahlung von reifen Eiern eine so schwere, allgemeine Schädigung hervorzurufen, daß nach der Eiablage in vielen Fällen keine Entwicklung mehr einsetzen kann. Neben dieser Schädigung könnten Letalfaktoren auftreten, die entweder in die Embryonalentwicklung eingreifen oder während der Larvenstadien wirksam werden. Eine Unterscheidung zwischen dominanten und rezessiven Letalfaktoren kann hier nicht getroffen werden, da für die Versuche unbefruchtete Weibchen verwendet wurden. Bei den Bestrahlungsexperimenten mit besamten Weibchen (S. 251) erzeugten nur 2 von insgesamt 430 Tieren adulte Töchter. Unter den 92 unbefruchteten bestrahlten Weibchen der Mutationsexperimente mit Paarung nach der Behandlung befanden sich nur 3 Wespen mit adulten Töchtern (Tabelle 1, S. 250). Rezessive Letalfaktoren kamen in diesem Fall bei den diploiden Nachkommen nicht zur Wirkung.

Nach der Bestrahlung von 17 unbefruchteten Weibchen mit 3000 r entwickelte sich aus 215 Eiern nur ein Tier bis zum 1. Larvenstadium. Bei den übrigen Parasiten hatte nach der Eiablage keine Zellteilung eingesetzt. Bei der 2. Sektion (168 Std nach Beginn der Eiablage) wurden nur abgestorbene Parasiteneier in den Wirten festgestellt. Die mikroskopische Untersuchung ergab das fast vollständige Fehlen einer Embryonalentwicklung. Nur 2 Eier enthielten stark vakuolisierte, pyknotische Kerne. Bei den unentwickelten Eiern waren keine Zellkerne zu erkennen. Wie bei den unbehandelten Parasiten werden von den Wirten auch Kapseln um die Eier von bestrahlten Eltern gebildet. Doch findet man hier innerhalb der Kapsel lediglich sterbende Eistadien, während sonst der eingekapselte Parasit sich bis zum 1. Larvenstadium entwickelt. Eine Bestrahlung adulter Weibchen mit 3000 r scheint eine so schwere Schädigung von Eikern

bzw. Plasma hervorzurufen, daß bei den abgelegten Eiern nur in sehr wenigen Fällen eine Embryonalentwicklung überhaupt einsetzen kann. Abb. 2 gibt eine Zusammenstellung des prozentualen Anteils einzelner Entwicklungsstadien unter den Nachkommen unbestrahlter und bestrahlter Parasiten. Die Röntgenbehandlung scheint die Sterilisation eines großen Teils der Eier hervorzurufen, die bei 3000 r 100% erreichen kann.

Nach den Ergebnissen aus Strahlungsexperimenten an weiblichen Tieren von *Drosophila* und *Habrobracon* war nach der Behandlung ein geringer Ausfall an Eiern zu erwarten. Bei *Pseudeucoila* ließ das fast vollständige Fehlen von Nachkommen besondere Verhältnisse in der Kernphase von reifen Eiern oder in der Oogenese vermuten.

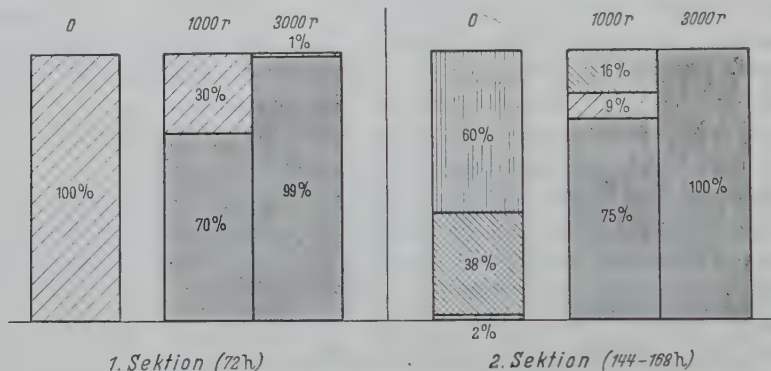


Abb. 2. Prozentualer Anteil einzelner Entwicklungsstadien bei Nachkommen von bestrahlten und unbestrahlten Weibchen, 72 Std und 144—168 Std nach Beginn der Eiablage. Dosis: 0, 1000 und 3000 r. Die eingekapselten Tiere wurden je nach ihrem Entwicklungszustand zum entsprechenden Stadium gezählt.

Parasitenei, 1. Larvenstadium, 2. Larvenstadium, 3. Larvenstadium.

#### d) Bestimmung der Kernphase bei voll ausgewachsenen Eiern aus Ovarien frisch geschlüpfter Weibchen.

Wie schon auf S. 248 dieses Kapitels erwähnt wurde, ist die Oogenese beim Schlüpfen der weiblichen Imago fast abgeschlossen. Nach JENNI (1951) erzeugt ein Weibchen im Durchschnitt gegen 200 Nachkommen. An Totalpräparaten von Ovarien aus frisch geschlüpften Tieren wurden durchschnittlich 160—240 voll ausgewachsene Eier ausgezählt. Nur ungefähr  $\frac{1}{8}$  aller Keimzellen befand sich bei ganz jungen Imagines noch in einem früheren Stadium der Oogenese. Zwei bis drei Tage nach dem Schlüpfen waren nur noch reife Eier festzustellen.

Die Abb. 3a stellt einen Eischlauch mit einem teilweise abgetrennten Follikel (Fol) aus dem Eierstock eines frisch geschlüpften Weibchens dar. Die Hüllen der Ovariolen sind nicht eingezeichnet. Im Eischlauch findet man zahlreiche Nährzellen (N) und einige unreife Keimzellen. Wahrscheinlich handelt es sich um Oocyten 1. Ordnung ( $O_1$ ). Diese Zellen sind groß und haben zum Teil ein deutlich sichtbares Keimbläschen (Kb). Ein Follikel (Fol) ist fast vollständig vom Eischlauch abgeschnürt. Er enthält eine Oocyte 1. Ordnung ( $O_{1a}$ ) mit einem deutlich sichtbaren Kernraum. Chromosomen können nicht festgestellt werden. Die Dottermasse (D) ist hier sehr groß. Um die Oocyte liegen Follikelzellen (F). Eine noch größere Keimzelle ist völlig vom Eischlauch abgetrennt (Abb. 3b). Diese Oocyte ( $O_{1b}$ ) besitzt einen großen Kernraum (K) mit deutlich sichtbaren Chromosomen (Chr), die sich in der späten Prophase der ersten Reifeteilung befinden müssen. Die Chromosomen sind in Abb. 3c



vergrößert herausgezeichnet, ihre Zahl soll später diskutiert werden (S. 268). Das voll ausgewachsene, noch nicht abgelegte und unbefruchtete Ei (Abb. 4a) ist gut erkennbar am Eistiel (*S*) und an der doppelten Eihülle (*H*). Der Kern (*Kr*) befindet sich wahrscheinlich in der frühen Metaphase der ersten Reifeteilung. In Abb. 4b ist der Kern eines vollausgewachsenen Eies dargestellt. Die Chromosomen (*Chr*) sind im Präparat dicht zusammen-

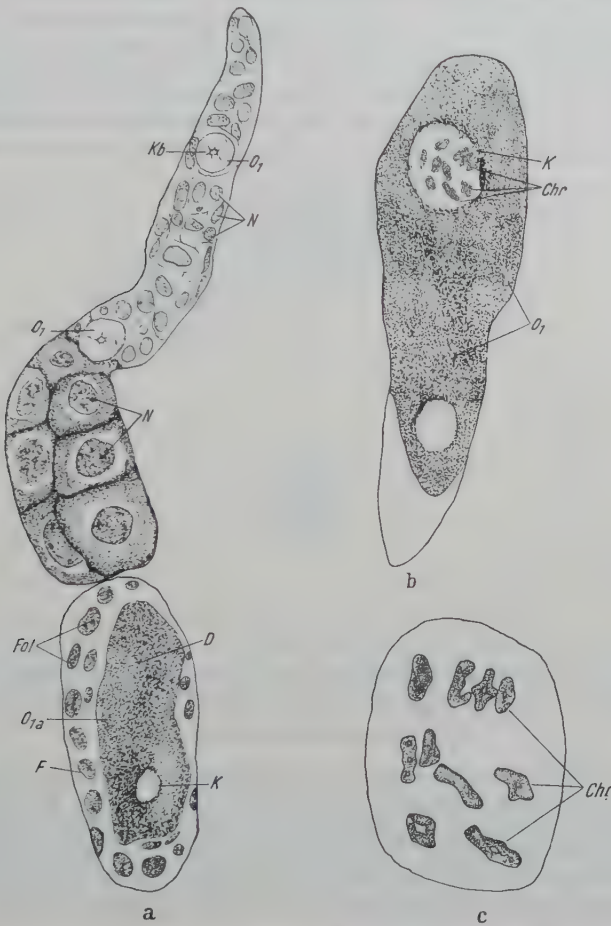


Abb. 3a—c. a Eischlauch aus dem Ovar eines frisch geschlüpften Weibchens. Die Hüllen der Ovariole sind nicht eingezeichnet. *O*<sub>1</sub> und *O*<sub>1a</sub> = Oocyte 1. Ordnung, *Kb* Keimbläschen, *N* Nährzellen, *Fol* Follikel, *K* Kernraum, *D* Dotter, *F* Follikelzellen. Vergr. 265mal. b *O*<sub>1</sub> Oocyte 1. Ordnung, *K* Kernraum, *Chr* Chromosomen in der Prophase der RT<sub>1</sub>. c Dieselben Chromosomen wie in b vergrößert. Vergr. 530mal. Orcein- und Methylenblau-Quetschpräparate. Zeichenapparat.

geballt, die Chiasmata (*Chi*) endständig. Der Kernraum ist immer noch vorhanden. Vermutlich tritt bis zur Eiablage ein Stillstand im Ablauf der Meiose ein.

Zusammenfassend ergibt sich folgendes. Bei einem frisch geschlüpften Weibchen enthalten die Ovarien zum größten Teil voll ausgewachsene Eier, deren Kerne sich wahrscheinlich in später Prophase oder in früher Metaphase der 1. Reifeteilung befinden. Ungefähr 2 Tage nach dem Schlüpfen haben alle Keimzellen diesen Reifezustand erreicht. Untersucht man die Eierstöcke von *Pseudeucoila*-Puppen, deren Körperpigment eben ausgefärbt ist, so findet man ebenfalls zahlreiche ausgewachsene Eier und nur wenige frühere Stadien. Die Ausbildung

zur Oocyte 1. Ordnung beginnt wahrscheinlich schon in einem frühen Zeitpunkt der Entwicklung zur Imago.

Nach LEA (1947) kann eine Bestrahlung 2 verschiedene Effekte im Zellkern hervorrufen. Die erste Wirkung geschieht direkt durch den ionisierenden Treffer; es entstehen Chromosomenbrüche und Rearrangements. Die Bestrahlung kann jedoch auch physiologische Effekte, d. h. Änderungen in den Oberflächeneigenschaften der Chromosomenmatrix verursachen, die zum Zusammenballen des Chromatins führen können. Dies geschieht vor allem bei Meiose-Chromosomen in der Metaphasenpaarung und bei Schwesterchromatiden. In schweren Fällen kann die Verklumpung der Metaphasenchromosomen nicht mehr gelöst werden, so daß die Kernteilung zum Stillstand kommt. Das Zusammenballen der Schwesterchromatiden kann eine vollständige Trennung verhindern; in der Anaphase können Brücken und später

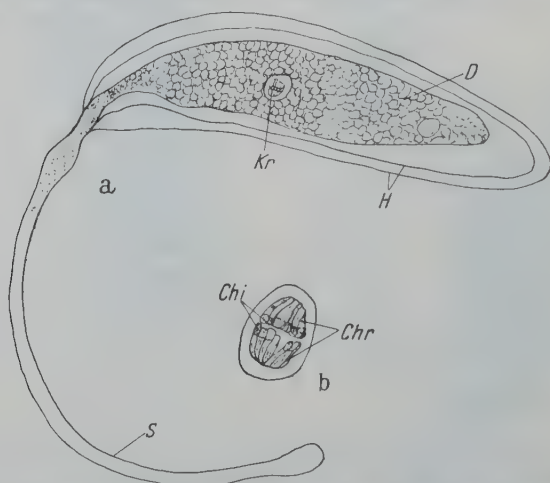


Abb. 4a u. b. a Voll ausgewachsenes Ei aus dem Ovar eines frisch geschlüpften Weibchens, wahrscheinlich in der Metaphase der RT<sub>1</sub>. Vergr. 120mal. b Kern eines ausgewachsenen Eies. Vergr. etwa 600mal. Kr Eikern, D Dotter, H Eihüllen, S Eistiel, Chr Chromosomen, Chi Chiasmata? Orcein-Quetschpräparat, Zeichenapparat.

Brüche entstehen, die zu unbalancierten Chromosomensätzen führen. Physiologische Effekte, die durch die Bestrahlung von Zellen in der Reifeteilung entstehen, führen wahrscheinlich häufig zu einer letalen Wirkung. Zellkerne, die sich während der Behandlung noch nicht in der Reifeteilung befinden, können sich vom physiologischen Effekt erholen und eventuell verspätet die Meiose beginnen. Die Chromosomen dieser Kerne weisen vielleicht Brüche und Rearrangements auf, der physiologische Effekt aber ist hier reversibel.

Möglicherweise ist das Absterben der reifen Eier von *Pseudeucoila* nach einer Bestrahlung zum Teil auf diesen physiologischen Effekt zurückzuführen. Eine genaue cytologische Untersuchung würde wahrscheinlich die Klärung dieser Verhältnisse ergeben. Da bei *Pseudeucoila*-Weibchen nach einer Bestrahlung die Möglichkeit eines Nachschubes von entwicklungsfähigen Eiern fast vollständig fehlt, scheint die Behandlung reifer Weibchen zur Auslösung von Mutationen nicht aussichtsreich.

### B. Bestrahlung von Larven und Puppen.

Nach dem Bestrahlen von adulten Weibchen ist die Zahl ihrer Nachkommen häufig stark herabgesetzt. Der Grund für diese Erscheinung wurde eben diskutiert. Es stellte sich nun die Frage, ob das Bestrahlen von Larven und Puppen beider Geschlechter nicht eher zur Erzeugung von sichtbaren Mutationen führen könnte.

Die Tabelle 4 gibt eine Zusammenstellung der Experimente mit bestrahlten Larven und Puppen. Im Laufe der Arbeit zeigte es sich, daß auch diese Versuche ohne Erfolg blieben. Unter den Nachkommen der bestrahlten Larven und Puppen traten keine sichtbaren Abweichungen vom Wildtyp auf. Außerdem ergaben sich Schwierigkeiten in der Zucht. Behandelte Larven (1. und 3. Stadium) verpuppen sich häufig nicht oder sterben kurz vor dem Schlüpfen. Gewöhnlich liegen die Parasiten mit dem Kopf gegen das Vorderende des Fliegenpuparium gerichtet. Durch Abschirmen der vorderen  $\frac{2}{3}$  des *Drosophila*-Puparium mit Blei während der Bestrahlung (Schonung der Gehirnganglienregion des Parasiten) gelang es, aus den bestrahlten Larven einige Adulttiere zu erhalten. Die Nachkommen dieser Larven zeigten, wie schon erwähnt, keine Abweichung vom Wildtyp. Auch bestrahlte Puppen sind häufig im Schlüpfen behindert oder sterben noch im Puparium. In jedem Versuch schlüpfen jedoch einige Tiere.

Tabelle 4. *Bestrahlung von Larven und Puppen.*

Nr.	Dosis r	Streu- ung in %	Puppen		Larven		Geschlüpf- te Tiere		F <sub>1</sub> von			F <sub>2</sub>		Phäno- typus
			Zahl	Alter	Zahl	Alter	♂♂	♀♀	be- strahl- ten ♂♂	bestrahlt- en ♀♀		♂♂	♀♀	
										♂	♀			
12	1500	± 50	10	A	—	—	1	3	—	—	—	—	—	wild
25—30	3000	± 50	—	—	430	I, III	4	6	8	7	—	135	—	
23—24	4000	± 50	417	K, A	—	—	6	15	—	—	—	—	—	wild
20—21	5000	± 50	302	S, A	—	—	30	61	102	21	20	31	78	

Alter der Puppen: A = Bildung des Augenpigmentes, 286 Std alt, K = Bildung des Körperpigmentes, 330 Std alt, S = kurz vor dem Schlüpfen. Alter der Larven: I = erstes Larvenstadium, III = drittes Larvenstadium. Bei den Nachkommen der bestrahlten Männchen, die mit unbehandelten Weibchen gepaart worden waren, wurde nur die Zahl der Töchter angegeben.

Bei 5 Versuchen mit bestrahlten Puppen erhielt ich in 4 Fällen adulte Weibchen. Nur in einem Experiment erzeugten diese Weibchen Nachkommen. Männliche bestrahlte Puppen erhielten in 2 Fällen Töchter als Nachkommen, in der F<sub>2</sub> traten nur Tiere vom Wildtyp auf. Die Weibchen der F<sub>2</sub> wurden nicht weiter gezüchtet.

#### C. *Bestrahlung von Männchen.*

Die Tabelle 5 gibt eine Zusammenstellung der einzelnen Versuche.

Paart man bestrahlte Männchen mit unbehandelten, unbesamten Weibchen, so werden die parthenogenetisch entstandenen Söhne keine von der Bestrahlung ausgelöste Mutationen aufweisen. Aus diesem Grund wurden in den vorliegenden Experimenten nur die Töchter aus der F<sub>1</sub> von bestrahlten Männchen und unbehandelten Weibchen weiter gezüchtet.

Bei den Serien Nr. 42 und Nr. 19 war es nicht möglich, alle Nachkommen der Weibchen aus der F<sub>1</sub> zu kontrollieren. Die Söhne der geprüften Weibchen aus diesen Serien wichen nicht von der Wildform ab. Auch in den meisten übrigen Serien traten bei den Nachkommen der bestrahlten Männchen in der F<sub>2</sub> keine veränderten Formen auf.



Tabelle 5. *Bestrahlung von adulten Männchen.*

Nr.	Dosis	Streuung	Zahl der bestrahlten ♂♂	Nachkommenzahl F <sub>1</sub>		Nachkommenzahl F <sub>2</sub>		Phänotypus der F <sub>2</sub>
	r	‰		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
39	500	± 20	20	134	4	?	—	wild
7	750	± 50	10	?	8	0	—	
39	1000	± 20	20	94	12	38	3	wild
9	1500	± 50	7	?	9	72	125	wild
39	2000	± 20	41	170	29	264	—	wild
32, 34	2000	± 50	60	1004	51	115	?	zum Teil verändert, s. Text
42	3000	± 20	186	?	106	?	?	
39	4000	± 20	18	97	38	95	—	zum Teil verändert, s. Text
18	4000	± 50	73	194	42	233	33	wild
19	4000	± 50	50	?	524	623	?	?

In Versuch Nr. 34 wurden die bestrahlten Männchen mit je 2 unbefruchteten Weibchen gepaart. In allen übrigen Serien wurde nur ein unbesamtes Weibchen mit einem bestrahlten Männchen weitergezüchtet.

Einzig in der Serie Nr. 32 wurden Abweichungen festgestellt. Unter den Nachkommen in der F<sub>2</sub> eines bestrahlten Männchens befanden sich Söhne mit verändertem Phänotypus. Die Imagines waren stark beim Gehen behindert. Eine morphologische Veränderung an den Extremitäten konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Möglicherweise waren die Klauen an allen Tarsen stärker als normal gekrümmt. Eine Kopulation mit normalen, unbefruchteten Weibchen mißlang bei allen veränderten Tieren, wahrscheinlich wegen der verminderten Bewegungsmöglichkeit. Aus demselben Grund schlüpfte ein Teil der Imagines nicht aus den Wirtspuparien. Vielfach wurde das Chitin des Pupariumdeckels vom fertig entwickelten Adulttier aufgebissen, weiter konnte es sich nicht befreien. Diese Abweichung von der Normalform wurde wahrscheinlich durch die Bestrahlung verursacht. Da es in keinem Fall gelang, Nachkommen zu züchten, kann der Beweis für den Mutationscharakter dieser Abnormität nicht erbracht werden. Weil dieselbe Mißbildung unter den Großsöhnen dieses einen bestrahlten Männchens jedoch gehäuft auftrat, kann man sie wahrscheinlich doch als sichtbare Mutation, verursacht durch Röntgenbehandlung, deuten.

Ein großer Ausfall an Puppen bei den Nachkommen von 2 Tieren aus Serie Nr. 39 könnte eventuell durch Letalfaktoren bewirkt worden sein. Ob als Ursache dafür die Bestrahlung in Frage kommt, konnte nicht sicher festgestellt werden.

Mit Ausnahme von 2 Versuchen besteht unter den Nachkommen der F<sub>1</sub> bei allen Serien ein starkes Überwiegen der Söhne. Das „normale“ Geschlechtsverhältnis (GV = 67—150), JENNI (1947 und 1951), scheint zugunsten der männlichen Nachkommen verschoben zu sein. Diese Störung kann durch eine Sterilisation der Männchen oder durch dominante Letalfaktoren bewirkt werden. *Pseudeucoila*-Männchen müßten in diesem Fall im Vergleich zu *Habrobracon* (P. W. WHITING 1937) schon bei relativ niedrigen Röntgendosen eine hohe Strahlenempfindlichkeit aufweisen. Im folgenden Abschnitt soll bei den Nachkommen bestrahlter Männchen das Geschlechtsverhältnis geprüft werden, um

auf diese Weise ein allfälliges Vorkommen von dominanten Letalfaktoren oder von Sterilitätsfaktoren festzustellen.

### III. Bestrahlungsversuche zur Auslösung dominanter Letalfaktoren.

#### 1. Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei den Nachkommen bestrahlter Männchen.

Bei Tieren mit Haplo-Diplomechanismus ist es möglich, durch bestimmte Verschiebungen im Geschlechtsverhältnis dominante Letalfaktoren von Sterilitätsfaktoren zu unterscheiden.

Aus parthenogenetischen Eiern entstehen bei *Pseudeucoila* Männchen, befruchtete Eier werden zu weiblichen Tieren.

Durch Röntgenstrahlen können in den Spermien adulter Männchen dominante Letalfaktoren erzeugt werden. Die Zahl der Töchter dieser bestrahlten Männchen wird dann im Vergleich zur Zahl der weiblichen Nachkommen normaler Eltern reduziert. Die haploiden Söhne dagegen erhalten nur mütterliches, unverändertes Erbmaterial. Ihre Anzahl und ihre Vitalität werden durch die Röntgenbestrahlung nicht beeinflusst. Dagegen wird die Gesamtzahl der Nachkommen bestrahlter Männchen, gepaart mit unbehandelten Weibchen, durch die Wirkung von dominanten Letalfaktoren herabgesetzt.

Verursacht die Röntgenbestrahlung Sterilität der betroffenen Männchen, so wird das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen in anderer Weise verschoben. Je mehr inaktive Spermien durch die Bestrahlung entstehen, desto kleiner wird die Zahl der diploiden Nachkommen. Trotz eventuell erfolgter Paarung wird im Durchschnitt eine vermehrte Zahl von unbesamten Eiern abgelegt. Die Anzahl der parthenogenetischen Söhne nimmt im selben Maße zu, wie die Zahl der diploiden Töchter als Folge der Sterilität abnimmt. Die Gesamtzahl der Nachkommen bleibt aber unverändert.

Mit steigender Röntgendosis ist beim Auftreten von dominanten Letalfaktoren eine stetige Abnahme der Töchter zu erwarten, bei Sterilitätsfaktoren werden die diploiden Keime in zunehmendem Maße durch haploide ersetzt.

Bestrahlungsversuche bei männlichen Tieren von *Habrobracon juglandis* (HEIDENTHAL 1945), *Mormoniella vitripennis* (RAY 1949) und an einer *Melittobia*-Art (KERSCHNER 1946) ergaben dominante Letalfaktoren, deren Zahl mit steigender Röntgendosis erhöht werden konnte. Die Ergebnisse bei ähnlichen Versuchen mit *Pseudeucoila* fielen wegen Schwankungen im normalen Geschlechtsverhältnis nicht eindeutig aus. Die folgende Zusammenstellung gibt einen Vergleich der Verhältnisse von Männchen zu Weibchen bei den erwähnten Wespenarten. Das Geschlechtsverhältnis (GV) wird in der vorliegenden Arbeit als Anzahl der Männchen auf 100 Weibchen definiert.

- |  |           |   |
|--|-----------|---|
| 1. <i>Habrobracon juglandis</i><br>(HEIDENTHAL 1945) | GV = 43,5 | Im Gegensatz zu <i>Pseudeucoila</i> nimmt bei einem Weibchen mit zunehmendem Alter die Zahl der Söhne zu. |
| 2. <i>Melittobia spec.</i><br>(KERSCHNER 1946)       | GV = 2,4  |   |
| 3. <i>Mormoniella vitripennis</i><br>(RAY 1949)      | GV = 20,0 |   |

In allen 3 Fällen überwiegen im normalen GV die Weibchen.

4. *Pseudeucoila bochei* (verschiedene Angaben)

- Nach BOCHE GV = 49,5 Die Weibchen überwiegen. Nach JENNI (1951) liegt dieses GV noch innerhalb der normalen Schwankung und ist nicht durch eine „Überinfektion“ beeinflusst.
- (zit. nach WEELD 1944)
- Nach JENNI (1951) a) GV = 172,4 Die Tiere stammen aus Zuchtflaschen, für jede Zucht wurden mehrere Weibchen verwendet.
- b) GV = 63,9 Tiere aus Einzelzuchten. Das GV wurde aus der bis 92,3 Nachkommenzahl der gesamten Legetätigkeit errechnet.
- c) GV = 25,0 Tiere aus Einzelzuchten. Das GV ist errechnet aus bis 400 der Nachkommenzahl eines Legetages. Die Schwankung des GV kann sehr hoch sein.
- Eigene Kontrollen a) GV = 96,4 Tiere aus Einzelzuchten in Schalen. Legetätigkeit 1 Tag.
- b) GV = 146,9 Tiere aus Einzelzuchten in Flaschen. Legetätigkeit bis zum Lebensende. Paarung eines Männchens mit je einem Weibchen.
- c) GV = 310,9 Tiere aus Einzelzuchten in Flaschen. Legetätigkeit bis zum Lebensende. Paarung eines Männchens mit verschiedenen Weibchen.

Ein Weibchen legt im Gegensatz zu *Habrobracon* bis zum Schluß seiner Legetätigkeit befruchtete Eier.

Das GV ist bei *Pseudeucoila* demnach zu einem großen Teil von den Zuchtbedingungen abhängig. Die Zahl der zur Verfügung stehenden Wirtslarven und die Zucht mit einem oder mit mehreren Wespenpaaren können eine Verschiebung des GV bewirken. In der Ablage von besamten und unbesamten Eiern ist zudem nach JENNI (1951) keinerlei Regelmäßigkeit zu erkennen. Bei gleichen Bedingungen kann an einem einzelnen Legetag der Anteil der Männchen unter den Nachkommen verschiedener gleichalteriger Weibchen um das 16fache schwanken (GV nach JENNI, Beispiel c). Bei den eigenen Kontrollen überwiegen in Beispiel c die Männchen auffallend. Sie stammen aus Zuchten, deren

Tabelle 6. Geschlechtsverhältnis bei den Nachkommen bestrahlter Männchen, gepaart mit unbehandelten und unbefruchteten Weibchen.

Dosis r	Streuung in %	Zahl der Söhne	Zahl der Töchter	GV	Versuch
0		270	280	96,4	I Tiere aus Einzelzuchten in Schalen. Legetätigkeit 24 Std. Paarung eines Männchens mit je einem Weibchen
500	± 20	134	4	3350,0	
1000	± 20	94	12	783,3	
2000	± 20	170	29	586,7	
4000	± 20	99	38	260,5	
0		176	120	146,9	II Tiere aus Einzelzuchten in Flaschen. Eiablage während der ganzen Lebensdauer. Paarung eines Männchens mit je einem Weibchen
2000	± 50	454	43	1055,8	
0		370	119	310,9	III Tiere aus Einzelzuchten in Flaschen. Legetätigkeit während der ganzen Lebensdauer. Paarung eines Männchens mit verschiedenen Weibchen
2000	± 50	547	8	6837,6	
2500	± 20	691	61	1134,4	
2500	± 20	1383	32	4321,9	
3000	± 50	908	9	10088,9	
3600	± 50	395	27	1463,0	

GV = Anzahl der Männchen auf 100 Weibchen.



Männchen mit verschiedenen Weibchen an aufeinanderfolgenden Tagen gepaart worden waren. Die Zahl der unbesamten Weibchen konnte dadurch im Vergleich zu Beispiel b erhöht und die Möglichkeit für unbesamte Eier vergrößert sein.

Bei *Pseudeucoila* wurden 3 Bestrahlungsexperimente speziell für den Nachweis von dominanten Letalfaktoren und von Sterilitätsfaktoren ausgewertet. Die Tabelle 6 gibt eine Zusammenstellung der Nachkommenzahlen aus diesen Experimenten. Eine Dosisabhängigkeit ist nicht nachweisbar. Innerhalb der Zuchten besteht wahrscheinlich eine so große Schwankung im GV, daß verschiedene Zuchtanordnungen keine deutlichen Verschiebungen zwischen den 3 Experimenten bewirken können. In allen Fällen nimmt aber die Zahl der Töchter von bestrahlten Männchen im Vergleich zur Weibchenzahl der Kontrolltiere deutlich ab. In Tabelle 7 sind die Ergebnisse einer statistischen Prüfung der Unterschiede im GV der Nachkommen aus den Versuchen I, II und III dargestellt.

Beim Vorhandensein von dominanten Letalfaktoren müßten die Unterschiede der Durchschnittszahlen bei den Töchtern gesichert sein, die Unterschiede bei den Söhnen ungesichert. Gleichzeitig müßte eine gesicherte Abnahme aller Nachkommen bestehen. Bei Sterilität wäre eine gesicherte Erhöhung der Durchschnittszahlen bei den Söhnen und ein Rückgang bei den Töchtern zu erwarten. Die durchschnittliche Anzahl aller Nachkommen dürfte nicht vom Durchschnitt der Kontrollen abweichen.

Wie schon erwähnt, ist keine Dosisabhängigkeit festzustellen. In Versuch I besteht eine gesicherte Zunahme der Durchschnittszahlen bei den Söhnen nach einer Bestrahlung von 500—1000—2000 r. Die durchschnittliche Zahl der Töchter weicht nur zufällig von der mittleren Zahl der weiblichen Nachkommen bei den Kontrolltieren ab. Ebenso sind die Unterschiede der Durchschnittszahlen ( $\bar{x}$ ) aller Nachkommen nicht oder nur schwach gesichert, es besteht also keine Abnahme. Diese Ergebnisse deuten eher auf Sterilitätsfaktoren. Sehr viele der bestrahlten Männchen waren ohne weibliche Nachkommen. Die Schwankungen innerhalb der einzelnen Zuchten lassen deshalb eine durchschnittliche Abnahme unter den Töchtern nicht sicher erfassen. Dieser Versuch I weist im Vergleich zu den beiden weiteren eine niedrigere Zahl von Versuchstieren auf. Die Legetätigkeit dauerte in diesem Experiment nur 24 Std; die Nachkommenschaft war deshalb verhältnismäßig gering. Eine Wirkung von dominanten Letalfaktoren oder von Sterilitätsfaktoren ist nicht mit Sicherheit nachweisbar.

In Versuch II ist eine Zunahme der Söhne und eine Abnahme der Töchter im Vergleich zu den Durchschnittszahlen der Kontrollen schwach gesichert. Die durchschnittliche Anzahl aller Nachkommen weicht nicht von der entsprechenden Zahl der Kontrollen ab. Bei diesem Versuch können Sterilitätsfaktoren, verursacht durch die Bestrahlung, vorliegen.

Da in Versuch III jedes Männchen nacheinander mit verschiedenen Weibchen gepaart wurde, mußte die durchschnittliche Nachkommenzahl aus der Zahl der Männchen und aus der Zahl der verwendeten Weibchen berechnet werden. Damit entstanden 2 Werte für  $\bar{x}$  (a und b in Tabelle 7). Sichere Schlüsse können nur aus den Versuchen gezogen werden, die für das  $\bar{x}$  bezogen auf die Männchenzahl und das  $\bar{x}$  der Weibchen dieselbe Sicherung gegenüber den entsprechenden Zahlen der Kontrolltiere aufweisen. Bei jedem Einzelversuch besteht eine

Tabelle 7. Statistische Prüfung der Unterschiede im Geschlechtsverhältnis der Nachkommen bestrahlter und unbestrahlter Männchen.

Dosis	Streu- ung	N	Unterschiede der $\bar{x}$ der Söhne			Unterschiede der $\bar{x}$ der Töchter			Unterschiede der $\bar{x}$ aller Nachkommen		
			$\bar{x}$	Sicherung gegen Kontrolle	P	$\bar{x}$	Sicherung gegen Kontrolle	P	$\bar{x}$	Sicherung gegen Kontrolle	P
r	%										
Versuch I.											
0		50	4,0			2,6			6,6		
500	$\pm 20$	12	11,2	gut	0,001	0,3	unges.	0,05	11,5	schwach	0,05 bis 0,01
1000	$\pm 20$	10	9,4	gut	0,01	1,4	unges.	0,05	10,8	unges.	0,05
2000	$\pm 20$	15	3,9	unges.	0,05	0	unges.	0,05	3,9	unges.	0,05
2000	$\pm 20$	16	8,2	gut	0,01	1,8	unges.	0,05	10,0	unges.	0,05
4000	$\pm 20$	17	5,8	unges.	0,05	2,2	unges.	0,05	8,1	unges.	0,05
Versuch II.											
0		23	7,7			5,3			13,0		
2000	$\pm 50$	28	16,2	schwach	0,05 bis 0,01	1,5	schwach	0,05 bis 0,01	17,7	unges.	0,05
Versuch III.											
0a		10	37,0			11,9			48,9		
b		25	14,8			4,8			19,6		
2000a	$\pm 50$	26	21,0	schwach	0,05 bis 0,01	0,3	gut	0,001	21,3	gut	0,00
b		36	15,5	unges.	0,05	0,2	gut	0,001	15,7	unges.	0,05
2500 <sup>1</sup> a	$\pm 50$	30	23,0	unges.	0,05	2,0	gut	0,001	25,0	gut	0,00
b		69	10,0	unges.	0,05	0,9	gut	0,001	10,9	schwach	0,05 bis 0,01
2500 <sup>2</sup> a	$\pm 50$	28	49,0	unges.	0,05	1,0	gut	0,001	50,0	unges.	0,05
b		64	21,6	unges.	0,05	0,5	gut	0,001	22,1	unges.	0,05
3000a	$\pm 50$	20	45,0	unges.	0,05	0,5	gut	0,001	45,5	unges.	0,05
b		39	23,3	gut	0,01	0,2	gut	0,001	23,5	unges.	0,05
3600a	$\pm 50$	27	14,0	gut	0,01	0,4	gut	0,001	14,4	gut	0,00
b		57	6,9	schwach	0,05 bis 0,01	0,2	gut	0,001	7,1	gut	0,00

N = Anzahl der bestrahlten Männchen oder der verwendeten Weibchen.  $\bar{x}$  = durchschnittliche Nachkommenzahl je bestrahltes Tier. P = Grad der Wahrscheinlichkeit. In Experiment III wurden nacheinander mehrere Weibchen mit einem behandelten Männchen gepaart. x a) ist auf die Zahl der bestrahlten Männchen bezogen; b) x ist auf die Zahl der verwendeten Weibchen bezogen.

gesicherte Abnahme der Töchter gegenüber den Durchschnittszahlen der Töchter bei den Kontrollen. Scheinbar ist auch bei den Söhnen die Nachkommenzahl herabgesetzt. Ein gesicherter Unterschied ist aber nur im letzten Einzelversuch (3600 r) festzustellen. Bei einer 1. Bestrahlung mit einer Dosis von 2500 r scheinen dominante Letalfaktoren aufgetreten zu sein. Die durchschnittliche Zahl der Söhne ist im Vergleich zu den Kontrollen nicht vermindert, dagegen besteht ein gesicherter Rückgang in der durchschnittlichen Anzahl aller Nachkommen. Eine weitere Bestrahlung von Männchen mit derselben Dosis bewirkte wieder eine Verminderung der Töchter. Da jedoch in dieser Serie weder die durch-

schnittliche Zahl der Söhne noch die Gesamtzahl von den entsprechenden Kontrollzahlen abweichen, kann über dieses Ergebnis nichts ausgesagt werden. Die Verhältnisse bei den Bestrahlungen mit 2000 und 3000 r lassen ebenfalls keine sicheren Schlüsse zu. Im letzten Einzelversuch mit 3600 r könnte die Abweichung wieder durch dominante Letalfaktoren verursacht worden sein. Bei der Gesamtzahl der Nachkommen besteht ein gesicherter Unterschied, also eine Abnahme gegenüber den Kontrollen. Die Durchschnittszahlen der Töchter und der Söhne sind ebenfalls herabgesetzt. Ob in Versuch III Sterilitätsfaktoren vorhanden waren, kann nicht sicher nachgewiesen werden. Möglicherweise traten dominante Letalfaktoren und Sterilitätsfaktoren nebeneinander auf. Die Abnahme der Töchter würde dann nur teilweise durch eine Zunahme der Söhne kompensiert. Die hohen Schwankungen im normalen GV erschweren es, die Unterschiede statistisch gesichert zu erfassen.

Die ungleichen Ergebnisse aus den 3 Versuchsanordnungen lassen nur Vermutungen zu. Anscheinend bewirkt eine Bestrahlung von adulten Männchen eher Sterilität als die Entstehung von dominanten Letalfaktoren. Bei der Anwendung von sehr tiefen Röntgendosen wäre eventuell das Auftreten von Letalfaktoren allein denkbar. Im Gegensatz zu *Habrobracon* (HEIDENTHAL 1945) würde schon nach einer Behandlung mit wenig höheren Dosen nur selten eine Befruchtung der Eier stattfinden. Eine Beobachtung, die während der verschiedenen Versuche wiederholt gemacht werden konnte, gibt eine Bestätigung dieser Annahme. Die bestrahlten Männchen waren nach der Behandlung häufig nicht kopulationswillig. Die gleichalterigen Kontrollen paarten sich dagegen ohne weiteres. Äußerlich schienen die behandelten Tiere unverändert. Die Ursache einer Sterilität müßte dann nicht auf die Inaktivierung von Spermien, sondern auf das Fehlen der Kopulation zurückzuführen sein. Die Entstehung von dominanten Letalfaktoren nach einer Bestrahlung kann nach diesen Versuchen bei adulten Männchen nicht mit Sicherheit angenommen werden. Nach den Ergebnissen aus Versuchen mit männlichen Puppen (S. 257) könnte eine Bestrahlung mit Tieren, die sich kurz vor dem Schlüpfen befinden, eher zu einem positiven Resultat führen. Außerdem wären genau standardisierte Zuchtbedingungen anzuwenden, um das GV konstant zu halten. Für große Versuchsanordnungen, wie sie Bestrahlungsexperimente erfordern, bestehen bei *Pseudeucoila* jedoch bei einer solchen Standardisierung technische Schwierigkeiten.

## 2. Absterbedaten bei Eiern, Larven und Puppen in der $F_1$ bestrahlter Männchen zum Nachweis von dominanten Letalfaktoren.

Die Wirkung von dominanten Letalfaktoren kommt nicht nur in einem veränderten GV unter den Nachkommen von bestrahlten Männchen zum Ausdruck. Sie kann auch direkt durch eine erhöhte Sterberate bei den Embryonen und Larven in der  $F_1$  nachgewiesen werden. Im vorangehenden Abschnitt konnte der indirekte Beweis für dominante Letalfaktoren nicht mit Sicherheit erbracht werden. In den folgenden Experimenten wurden der Zeitpunkt des Absterbens und die Zahl der abgestorbenen Eier und Larven bei bestrahlten Parasiten bestimmt und diese Zahl mit der entsprechenden der Kontrolltiere verglichen. Ein erhöhter Ausfall bei den Versuchstieren müßte durch dominante Letalfaktoren verursacht worden sein. Sterilität fällt hier außer Betracht.



Tabelle 8. Nachkommenzahlen und prozentuale Verteilung von lebenden, toten und abgekapselten Keimen in den Entwicklungsstadien der *F<sub>1</sub>* von bestrahlten und unbestrahlten *Pseudeucoila*-Männchen.

Nr.	Dosis r	Zahl der bestrah- ten ♂♂	Infek- tionszeit Std	Nachkommen-Zahlen						Prozentuale Verteilung					
				ge- samt	Ei	L <sub>1</sub>	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>	P	Ei		L <sub>1</sub>		L <sub>2</sub>	
										v %	m %	v %	m %	v %	m %
I	0	410	13—24	1951	4	382	347	772	444	83,4	16,6	—	—	—	—
II	500	80	13	295	6	45	24	71	149	16,6	83,4	—	—	—	—
III	1000	100	13	463	9	54	16	312	72	55,6	44,4	—	—	—	—
IV	2000	200	24	1008	9	268	159	384	188	33,3	66,7	—	—	—	—
V	4000	100	24	841	13	283	211	92	242	—	23,1	72,9	49,1	98,1	93,8

L<sub>1</sub> = Larve 1. Stadium, L<sub>2</sub> = Larve 2. Stadium, L<sub>3</sub> = Larve 3. Stadium, P = Puppe. v % = Prozentsatz der eingekapselten Nachkommen, m % = Prozentsatz der abgestorbenen Nachkommen, k % = Prozentsatz der eingekapselten Nachkommen.

## a) Material und Methode.

*Pseudeucoila*-Männchen wurden mit verschieden hohen Röntgendosen bestrahlt und anschließend mit je einem unbesamten und unbehandelten Weibchen gepaart. Den nun begatteten Weibchen standen während einer bestimmten Zeit je 40 *Drosophila*-Larven vom 1. und 2. Stadium zur Eiablage zur Verfügung. In 4 Zeitabständen, die den 3 larvalen Entwicklungsstadien und der Verpuppung des Parasiten entsprechen, erfolgte die Sektion je eines Anteils der angesetzten Wirtslarven. Ein letzter Anteil wurde nicht seziert, die Parasiten gelangten hier bis zur Imago. Die Verhältnisse bei diesen Adulttieren sind im vorangehenden Abschnitt (S. 261, Versuch I) diskutiert worden. Mit jedem Experiment wurden gleichzeitig eine Anzahl Kontrolltiere zur Infektion angesetzt. Diese Wirtslarven kamen in denselben Zeitabständen wie die von bestrahlten Wespen infizierten Fliegenlarven zur Sektion. Alle Wirte stammten aus einer Zucht von verschiedenen *Drosophila melanogaster*-Wildstämmen. Die Aufzucht wurde bei 23° C in einem belichteten Thermostaten durchgeführt.

## b) Experimente.

Die Tabelle 8 gibt eine Zusammenstellung der Anzahl der Nachkommen von bestrahlten und unbestrahlten Männchen und vergleicht die prozentualen Anteile von lebenden, toten und eingekapselten Keimen bei verschieden hohen Röntgendosen.

Die Eiablage einer einzelnen Wespe ist innerhalb eines Tages nach JENNI (1951) und nach eigenen Beobachtungen auf eine bestimmte Stundenzahl beschränkt. Ungefähr 10 Std nach Beginn der Eiablage ist in den meisten Fällen die Tagesrate erreicht; die Legetätigkeit setzt nun aus. Die Legerate ist deshalb nach einer Infektionsdauer von 13 Std (Versuchsanordnung I, II und III) im Durchschnitt gleich hoch wie nach 24 Std (Anordnung von Versuch IV und V). Die Zahl der infizierenden Tiere überhaupt innerhalb einer ganzen Versuchsserie ist dagegen bei einer Infektionsdauer von 1 Tag höher als bei einer Infektionsdauer von nur 12—13 Std.

Diese Erscheinungen erlaubten es, ohne zu große Fehler aus den Experimenten I—V die Nachkommenzahlen zusammenzufassen und miteinander zu vergleichen.

## c) Ergebnisse.

Übereinstimmend mit den Verhältnissen bei *Habrobracon* und *Drosophila* ist bei den Kontrolltieren von *Pseudeucoila* der normale Ausfall bei den Eiern am höchsten. Bei den Larven und Puppen sinkt die Zahl der abgestorbenen Keime unter 1%.

Die Anzahl der abgestorbenen Eier bzw. Embryonalstadien ist nach allen 4 Bestrahlungen im Vergleich zu den Kontrollen deutlich erhöht. Diese Abweichung ist bei Experiment II, III und IV (Tabelle 8) statistisch gut gesichert ( $P < 0,001$ ). Im Versuch V wurden nur tote oder dann abgekapselte Eier nachgewiesen. Die Zahl der abgestorbenen Eier weicht nur zufällig vom normalen Ausfall bei den unbehandelten Tieren ab ( $P > 0,05$ ). Geht vom Wirt eine Abwehrreaktion aus, so gelingt es dem Parasiten, wie auf S. 270 beschrieben wird, sich im Normalfall innerhalb der Kapsel bis zum 1. Larvenstadium zu entwickeln. Bei den eingekapselten Eiern von Versuch V wurde zum mindesten ein Teil davon als absterbende Keime vom Wirt unschädlich gemacht. Ein ähnliches Verhalten stellte ich bei *Drosophila*-Larven, die mit Eiern von bestrahlten Weibchen belegt worden waren, fest (S. 253). Es kann deshalb auch in Experiment V mit einer gesicherten Abweichung vom normalen Ausfall gerechnet werden.

Tabelle 9. Anzahl der abgestorbenen Keime unter den Nachkommen von bestrahlten Männchen.

Dosis r	Parasiten- zahl	Abgestorbene Keime	
		Zahl	%
0	1951	6	0,3
500	295	5	1,7
1000	463	10	2,1
2000	1008	41	3,9
4000	841	49	5,5

Bis zu einer Dosis von 1000 r weicht der prozentuale Anteil an abgestorbenen Nachkommen bei den 3 Larvenstadien nicht von den Kontrolltieren ab. Nach einer Bestrahlung mit 2000 und 4000 r ist die Zahl der toten Larven außer in einem Fall im Vergleich zu den Nachkommen von unbehandelten Männchen mit Sicherheit erhöht ( $P > 0,01-0,001$ ). Bei den Larven im 3. Stadium nimmt die Anzahl der abgestorbenen Tiere mit steigender Dosis zu. Bei den beiden anderen Larvenstadien kann die Absterbezahl in keine Beziehung zur Dosis gebracht werden.

Nach der Bestrahlung mit 500 und 4000 r wurde ein erhöhter Prozentsatz an toten Puppen festgestellt ( $P < 0,02-0,001$ ).

Die hier beschriebenen Experimente ergeben mit Sicherheit eine Zunahme der Sterblichkeit bei der  $F_1$  von bestrahlten Männchen. Diese Erhöhung kann nur durch die Wirkung von dominanten Letalfaktoren verursacht worden sein. Die Tabelle 9 gibt eine Zusammenstellung aller abgestorbenen Nachkommen verglichen mit der Gesamtparasitenzahl und mit der Dosis. Daraus geht deutlich hervor, daß eine Dosisabhängigkeit besteht. Mit zunehmender Dosis wird der Ausfall an Eiern, Larven und Puppen bei der  $F_1$  von bestrahlten Männchen größer. Die Zahl der dominanten Letalfaktoren nimmt zu. Im Gegensatz zum vorangehenden Abschnitt kann ihre Wirkung bei diesen Versuchen mit Sicherheit nachgewiesen werden. Aber selbst bei der Anwendung von 4000 r machen die abgestorbenen Tiere nur 5,5% aller gezählten Parasiten aus. Bei *Habrobracon* (HEIDENTHAL 1945) kann dagegen die Mortalität der diploiden Nachkommen nach einer Bestrahlung bis zu 80% steigen. Der niedere Prozentsatz bei unserem

Objekt steht in keinem Verhältnis zu der starken Verschiebung des GV zugunsten der Männchen, wie sie im entsprechenden Versuch (S. 260, Versuch I) nachgewiesen wurde. Der Rückgang der Weibchen beträgt dort zwischen 23—49%. Diese Differenz zwischen dem relativ niedrigen prozentualen Anteil an abgestorbenen Eiern und Larven und dem großen Ausfall an weiblichen Tieren bestätigt die frühere Annahme einer teilweisen Sterilisation der Männchen bei Anwendung von verhältnismäßig niedrigen Röntgendosen.

Die Sektion von zahlreichen *Drosophila*-Larven hatte häufig zur Beobachtung geführt, daß die infizierten Wirtslarven scheinbar eine verzögerte Entwicklung aufwiesen. Die folgenden Untersuchungen vergleichen die Entwicklungszeiten bei nicht infizierten und infizierten Larven und Puppen von *Drosophila* miteinander.

IV. Vergleich der Entwicklungszeiten bei nicht infizierten und infizierten Larven und Puppen von *Drosophila*.

Nach BODENSTEIN (1950) entwickelt sich *Drosophila melanogaster* bei 25° C in folgenden Zeitabschnitten: 0 Std Eiablage, 24 Std Schlüpfen aus dem Ei, 49 Std 1. Häutung, 72 Std 2. Häutung, 120 Std Bildung des weißen Puparium, 121 Std Puparium gelb, 122 Std Puparium ausgefärbt, 124 Std Vorpuppenhäutung, 132 Std Verpuppung, Kopfausstülpung, 169 Std Augenpigment beginnt sich zu bilden 189 Std Borstenpigment beginnt sich zu bilden, 216 Std Schlüpfen der Imago.

1. Experimente.

Eine Mischung aus verschiedenen *Drosophila melanogaster*-Wildstämmen diente zum Vergleich der Entwicklung infizierter und nichtinfizierter Larven und Puppen. Alle Versuche wurden bei 25° C durchgeführt.

Je 40 *Drosophila*-Larven wurden 2 Std nach der 1. Häutung ( $51 \pm 2$  Std alt) in 24 Schalen mit *Drosophila*-Standardfutter übertragen. Während 38 Std infizierten je 2 Wespenweibchen die Larven von 12 Schalen. 89 Std nach der Eiablage der Fliegen wurden die Wespen entfernt und die Larven aus 3 Kontrollschalen und aus 3 mit Wespen belegten Schalen seziiert. 99 Std, 121 Std und 169 Std nach der Eiablage der Fliegen erfolgten 3 weitere Sektionen. Nach BODENSTEIN sollten sich die Tiere dann im 3. Larvenstadium befinden, bzw. das Puparium und bei der letzten Sektion das gelbe Augenpigment gebildet haben.

Tabelle 10. Entwicklungsstadien von nicht infizierten (N) und infizierten (I) *Drosophilae*.

Nr.	Sektionsalter Std	2. Stadium Larve		3. Stadium Larve		Puparium weiß		Puppen- häutung		Kopfaus- stülpung		Augenpigment			
												gelb		braun	
		N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I	N	I
1	89	1	—	98	101*	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		1%	—	99%	100%	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2	99	—	—	104	60**	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
		—	—	100%	100%	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
3	121	—	—	18	46*	3	6**	90	22***	—	—	—	—	—	—
		—	—	16%	62%	3%	8%	81%	30%	—	—	—	—	—	—
4	170	—	—	—	—	—	—	—	62+	34	3++	66	—	2	—
		—	—	—	—	—	—	—	95%	33%	5%	65%	—	2%	—

Die absoluten Werte geben die Anzahl der bei den einzelnen Kontrollen und Sektionen vorgefundenen Tiere an. Die Prozentsätze sind auf die jeweiligen Gesamtzahlen bezogen. Das Sektionsalter wurde von der Eiablage der Fliegen bis zur Sektion gerechnet. Die eingekapselten Parasiten verteilen sich folgendermaßen auf die Wirte: ' = 18 Kapseln, " = 5 Kapseln, \* = 5 Kapseln, \*\* = 1 Kapsel, \*\*\* = 11 Kapseln, ++ = 2 Kapseln, +++ = 1 Kapsel.



Sektionen und Kontrollen ergaben die in Tabelle 10 dargestellten Verhältnisse. Bis zum Beginn der Metamorphose unterscheiden sich infizierte *Drosophila*-Larven in ihrer Entwicklungszeit nicht von nicht parasitierten Larven. 121 Std nach der Eiablage der Fliegen aber überwiegt bei den infizierten Tieren noch die Zahl der Individuen des 3. Larvenstadiums. Die nicht parasitierten Tiere befinden sich zum größeren Teil schon in der Vorpuppenhäutung. Bei der letzten Sektion (die Tiere sind 170 Std alt) sind die Unterschiede noch deutlicher geworden. 33% der normalen Puppen haben den Kopf ausgestülpt, 65% bildeten schon gelbes Augenpigment. Die infizierten Individuen dagegen gelangen nur zum Teil (5%) zur Verpuppung. Die übrigen 95% bildeten zwar das Puparium, sie häuteten sich aber nur noch zur Vorpuppe.

Die auf S. 266 erwähnten Daten von BODENSTEIN dienen nun als Norm zum Vergleich der Entwicklungszeiten von nicht infizierten und infizierten Tieren. Aus den Ergebnissen der Sektionen Nr. 3 und 4 wurden je ein Mittelwert der Stadien in Stunden (Tabelle 11, M) berechnet. Die Tabelle 11 gibt eine Übersicht der Entwicklungsstadien infizierter und nicht infizierter Tiere im selben Zeitpunkt. Die Unterschiede in den einzelnen Entwicklungszeiten von parasitierten *Drosophilae* und Kontrolltieren sind statistisch gut gesichert.

Tabelle 11. Vergleich der Entwicklungszeiten nicht infizierter und infizierter *Drosophilae*.

Sektion Nr.	Nicht infizierte Tiere		Infizierte Tiere ohne Kapseln		Infizierte Tiere mit Kapseln	
	M	Entwicklungsstadium	M	Entwicklungs- stadium	M	Entwicklungsstadium
1	88	3. Larvenstadium	89	3. Larvenstadium	89	3. Larvenstadium
2	99	3. Larvenstadium	99	3. Larvenstadium	99	3. Larvenstadium
3	120	weißes Puparium	106	3. Larvenstadium	117	3. Larvenstadium, kurz vor Puparium- bildung
4	167	Kopf ausgestülpt. Kurz vor Bildung des Augenpigments	125	kurz nach Puppenhäutung	136	Kopf ausgestülpt

Der der einzelnen Sektion entsprechende Entwicklungszustand ist als Mittelwert in Stunden (M) und als physiologisches Stadium angegeben.

## 2. Ergebnisse.

Normale und infizierte Tiere unterscheiden sich äußerlich nicht bis zum 3. Larvenstadium. Die Embryonalentwicklung der Wespe scheint das larvale Wachstum des Wirts nicht zu beeinflussen. Nach dem Schlüpfen des Parasiten aus dem Ei wird im befallenen Tier das Entwicklungstempo verlangsamt. Das Puparium wird zwar nach einem verlängerten Larvenstadium gebildet, die Puppenhäutung erfolgt jedoch mit einer Verspätung von etwa 40 Std. Dann bleibt die Entwicklung des infizierten Tieres vollständig stehen. Morphologisch sind noch wenig Veränderungen festzustellen. Die Gehirnganglien scheinen intakt. Schädigungen an den Imaginalscheiben sind zu diesem Zeitpunkt nicht mit Sicherheit nachzuweisen. Vielfach scheinen die Augenscheiben nicht die normale Größe zu besitzen. Die Zellen des Fettkörpers bleiben groß und isoliert. Kleinzelliges, imaginales Fettgewebe wurde bei infizierten Tieren nie beobachtet. Kurz nach der Puppenhäutung des Wirtes häutet sich der Parasit zum erstenmal. Nach dieser Häutung beginnt die sichtbare Zerstörung der *Drosophila*-Puppe.

Bei der 2. Larvenhäutung des Parasiten ist das Wirtspuparium fast vollständig leergefressen.

Gelingt es der infizierten Larve, den Parasiten einzukapseln, so ist ebenfalls eine verzögerte Entwicklung des Wirtes festzustellen. Die Metamorphose wird jedoch nicht unterbrochen; nach einer verlängerten Puppenzeit entsteht ein normal fertiles Adulttier.

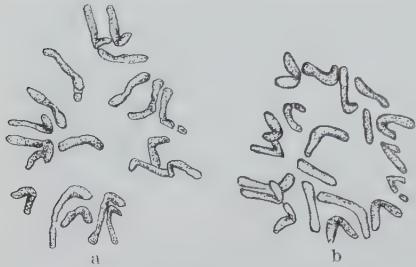


Abb. 5a u. b. Zwei Metaphasenplatten aus den Ganglienzellen einer weiblichen Larve im 3. Stadium. Orcein-Quetschpräparat. Vergr. etwa 5700 $\times$ .

Die verzögerte Verpuppung der infizierten Fliegenlarven könnte durch eine hormonale Beeinflussung oder durch den Stoffwechsel des Parasiten verursacht sein. Andererseits ist die 1. Larvenhäutung der Wespe möglicherweise von der Puppenhäutung des Wirtes abhängig.

Temperaturen von mehr als 25 $^{\circ}$  C steigern nach JENNI (1951) das Entwick-

lungstempo von *Drosophila melanogaster* mehr als das von *Pseudeucoila bochei*. Die sich daraus ergebende Verschiebung in den Entwicklungsstadien von Wirt und Parasit verunmöglichen die Metamorphose der Wespe. Dieses Verhalten

des Parasiten kann ebenfalls auf einer hormonalen Abhängigkeit vom Wirtstier beruhen.

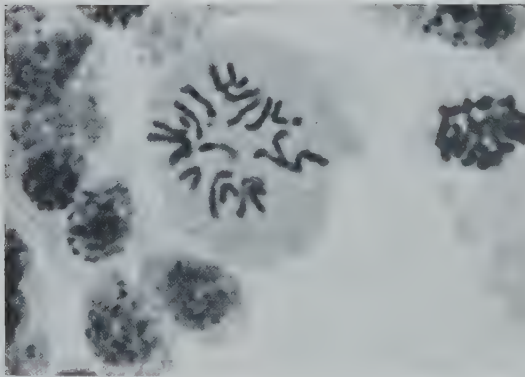


Abb. 6. Metaphasenplatte aus den Gehirnganglienzellen einer weiblichen Larve (entspricht der Zeichnung 5a). Vergr. etwa 6000 $\times$ .

#### V. Die Chromosomenzahl bei *Pseudeucoila bochei*.

Die cytologischen Untersuchungen bei *Pseudeucoila* beschränken sich in der vorliegenden Arbeit auf die Chromosomenverhältnisse im Soma. Die bei den Hymenopteren allgemein verbreitete parthenogenetische Entstehung der Männchen ließ auch bei *Pseudeucoila* einen Haplo-Diplo-

mechanismus vermuten. Diese Annahme konnte cytologisch bestätigt werden. Die Männchen besitzen einen einfachen Chromosomensatz von 10 Chromosomen, der doppelte Satz bei den Weibchen weist 20 Chromosomen auf.

Parasitenlarven des 3. Stadiums wurden vorsichtig aus den *Drosophila*-Puparien befreit und die Gehirnganglien herauspräpariert. Orcein-Quetschpräparate ergaben sehr gute Ergebnisse. Die großen Ganglienzellen der Larven weisen in diesem Zeitpunkt zahlreiche Mitosen auf. Die Gonaden der weiblichen und männlichen Keime dieses Alters unterscheiden sich morphologisch schon deutlich. Bei der Präparation der Ganglien konnte deshalb in jedem Fall das Geschlecht der Larve bestimmt und mit dem cytologischen Befund verglichen werden.

Die Abb. 5a und b stellt 2 Metaphasenplatten aus den Ganglienzellen eines diploiden, also weiblichen Keimes dar. Der Chromosomensatz von Abb. 5a ist auch photographisch dargestellt (Abb. 6). Die Abb. 7a, b und c gibt 2 Meta-

phasenplatten und eine Anaphase aus den Gehirnzellen eines männlichen, haploiden Tieres wieder. Die Abb. 7a ist auch photographisch festgehalten (Abb. 8). Die Chromosomensätze enthalten in überwiegender Zahl metazentrische Chromosomen. Die Zusammenstellung eines Chromosomenkomplexes ergibt folgende Typen: 1 stäbchenförmiges, 5 J-förmige und 4 V-förmige Chromosomen. Ein V-förmiges Chromosom weist einen Trabanten auf (Abb. 9). Geschlechtschromosomen können nicht nachgewiesen werden. Polyploidie wurde in den Ganglienzellen nicht beobachtet.



Abb. 7.

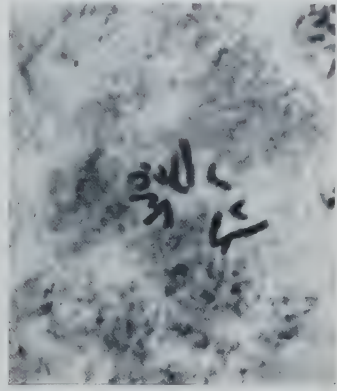


Abb. 8.

Abb. 7a-c. Zwei Metaphasenplatten und eine Anaphase aus den Gehirnganglienzellen einer männlichen Larve. Orcein-Quetschpräparat. Vergr. etwa 5700  $\times$ .

Abb. 8. Metaphasenplatte aus den Gehirnganglienzellen einer männlichen Larve (entspricht der Zeichnung 7a). Vergr. etwa 4000  $\times$ .

Die Speicheldrüsen von *Pseudeucoila* besitzen sehr große Zellen mit riesigen Kernen. In den Präparaten waren keine Kernteilungsphasen zu finden. Die bei den Dipteren verbreitete Polytänie tritt bei *Pseudeucoila* erwartungsgemäß nicht auf. Gequetschte Kerne zeigten gleichmäßig verteilte Chromatinkörner, die keine Struktur erkennen ließen.

In unreifen Eistadien aus den Ovarien frisch geschlüpfter Weibchen fand ich

häufig Kernteilungsstadien, deren Chromosomen sich wahrscheinlich in der späten Prophase der 1. Reifeteilung befanden. Die Chromosomenzahl konnte nicht immer mit Sicherheit ermittelt werden. Anscheinend bilden sich 10 Bivalente, die durch Chiasmata miteinander verbunden sind.

WHITING (1921) stellte bei *Habrobracon* fest, daß durch Inzucht biparentale Männchen mit stark herabgesetzter Vitalität entstehen können. TORVIK-GREB (1935) ergänzte diese Beobachtung durch den cytologischen Beweis der Diploidie bei diesen Männchen. Bei *Pseudeucoila* konnte das Bestehen von diploiden männlichen Tieren bis heute cytologisch nicht nachgewiesen werden. Genetische Anhaltspunkte dafür fehlen ganz, da keine Markierungsgene vorhanden sind.

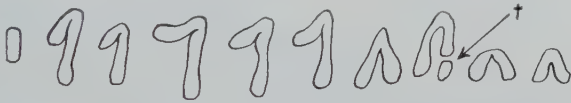


Abb. 9. Haploider Chromosomen-Komplex. 1 stäbchenförmiges, 5 J-förmige und 4 V-förmige Chromosomen. 1 V-Chromosom mit Trabandt (t).

## VI. Die Kapselbildung um *Pseudeucoila*-Keime als Abwehrreaktion bei Larven und Puppen von *Drosophila melanogaster*.

### 1. Einleitung.

Im Frühling 1951 gingen alle *Pseudeucoila*-Zuchten ein, die seit einigen Jahren im Laboratorium gehalten worden waren. Um neues Material zu beschaffen,



wurden in der Umgebung von Zürich *Drosophila*-Fangkessel mit Maisfutter und Fliegenlarven als Köder ausgesetzt. Auf diese Weise gelang es, in sehr kurzer Zeit zahlreiche *Pseudeucoila*-Weibchen zu erhalten. Männchen wurden nie gefunden. Im Laboratorium erwiesen sich die frisch eingefangenen Weibchen als gut fertil. Sie erzeugten zahlreiche Nachkommen beiderlei Geschlechts, die sich scheinbar wie gewohnt auf *Drosophila melanogaster* weiter ziehen ließen. Um die Lebensfähigkeit der Kulturen zu erhalten, wurde durch willkürliches Paaren von nicht verwandten Tieren eine Inzucht vermieden. Bei der Sektion von Fliegenlarven zeigte es sich, daß einzelne der infizierten Larven dunkel pigmentierte Kapseln mit einem meist unbeweglichen Parasitenkeim enthielten. Diese



Abb. 10. Infizierte *Drosophila*-Larve mit Pigmentkörnern in der Lymphe.

Abwehrreaktion war vorher weder von JENNI (1951) noch von mir bei *Pseudeucoila* beobachtet worden. Eine Einkapselung des Parasiten in *Drosophila*-Larven hatte JENNI schon früher nach einer Infektion durch die Braconide *Phaenocarpa tabida* festgestellt. Ähnliche Bildungen wies SCHNEIDER (1950) in Syrphidenlarven, die von Ichneumoniden parasitiert werden, nach.

Die Wildfänge von *Pseudeucoila* wurden wie gewohnt auf einem Gemisch aus dem Stamm Berlin-Inzucht und aus verschiedenen *Drosophila*-Wildstämmen (Berlin, Camargue, Eihoch, Sevelen, Zürich) in der auf S. 249 beschriebenen Weise gezüchtet. Die Kapselbildung erfolgte in den einzelnen Wirtslarven ganz unregelmäßig, manchmal vereinzelt, dann wieder trat sie gehäuft auf.

## 2. Beschreibung der Reaktion bei Parasit und Wirt.

Der eingekapselte Parasit befindet sich in einer dünnen, dunkelbraunen und zähen Hülle, die frei beweglich in der Körperflüssigkeit des Wirtes schwimmt. Die Bildung der Kapsel erfolgt entweder kurz bevor der Embryo von *Pseudeucoila* die Eihülle abstreift oder sofort nach dem Schlüpfen um die ganz junge Larve des 1. Stadiums. Ist die Einkapselung vollständig, so entwickelt sich der Keim darin noch bis gegen das Ende dieses Stadiums. Dann wird er unbeweglich und löst sich allmählich auf. Die Kapsel enthält dann nur noch ungeformtes Zellmaterial. Sie wird nicht resorbiert und kann häufig noch im Abdomen der Fliege wahrgenommen werden. Imagines mit eingekapselten Parasiten entwickeln sich normal und unterscheiden sich in keiner Weise von ihren Artgenossen aus den Wildstämmen. Gelingt die Umhüllung des Parasitenkeimes nicht vollständig, oder ist die Kapselwand nicht dick genug, so kann sich der Parasit wieder befreien. Vielfach wird in diesen Fällen in der *Drosophila*-Larve neben dem lebenden, normal entwickelten Wespenkeim eine leere Kapsel aufgefunden.

Kurz vor der Kapselbildung ist in der infizierten *Drosophila*-Larve Pigment sichtbar, das frei in der Körperflüssigkeit schwimmt. Die Abb. 10 zeigt eine infizierte *Drosophila*-Larve, deren Lymphe zahlreiche Pigmentschollen enthält. Bei der mikroskopischen Untersuchung findet man in der Lymphe von infizierten Tieren häufig durch Hämalaun gut färbbare, isolierte Zellen mit deutlich sichtbaren Kernen. Dazwischen liegen zahlreiche spindelförmige Pigmentschollen

von brauner Farbe. Dieses Pigment tritt in den meisten Fällen zuerst im hinteren Teil des Larvenkörpers auf, unabhängig von der Lage des Parasiten im Wirt. Mit der Zeit verteilen sich die Pigmentkörner in der ganzen *Drosophila*-Larve. Sie lagern sich rasch um die Parasitenlarve an und hüllen sie meistens vollständig

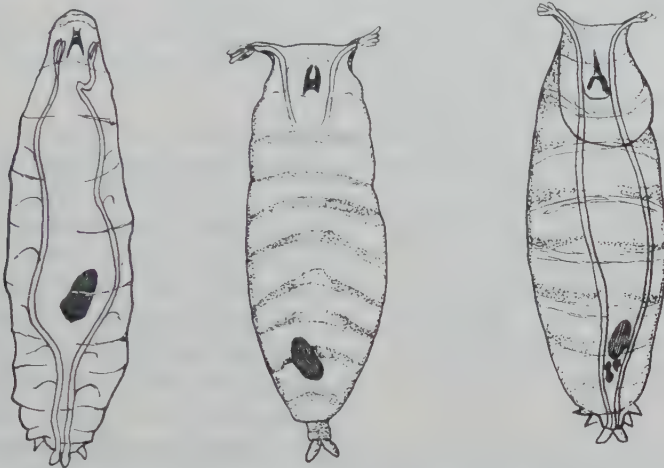


Abb. 11. Eingekapselte Parasiten in einer Larve und in Puppen von *Drosophila*.

ein. Die Abb. 11 stellt eine *Drosophila*-Larve und 2 Puppen dar, die eingekapselte Parasiten enthalten. Die dunklen Kapseln sind durch das Puparium hindurch sichtbar. Die Bildungsart des Pigmentes deutet auf eine *Abwehrreaktion des*

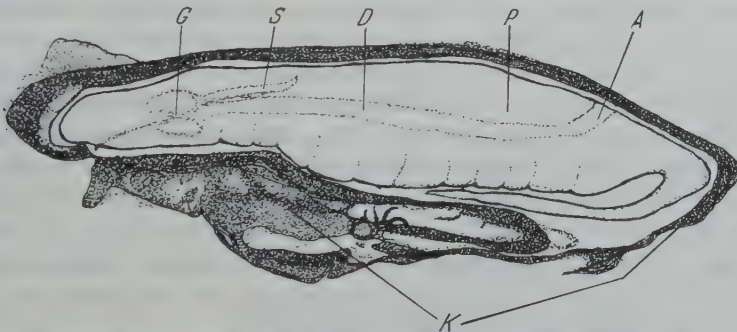


Abb. 12. Schematischer Schnitt durch eine Kapsel mit dem darin eingeschlossenen Parasiten. *K* Kapselwand, *P* Parasit im frühen 1. Larvenstadium, *G* Gehirnganglien, *S* Speicheldrüse, *D* Darm, *A* After. Vergr. etwa 30 ×.

*Wirtes* gegen den Parasiten und nicht auf eine Ausscheidung durch den infizierenden *Pseudeucoila*-Keim. Eine ähnliche Erscheinung besteht in Tumorstämmen von *Drosophila* (STARK 1919, RUSSEL 1940). Nach der 2. Häutung bilden sich in den Larven bestimmter *Drosophila*-Stämme gutartige Tumoren, die allmählich von einer dunklen Pigmentschicht umgeben werden. Nach HARTUNG (1949) handelt es sich dabei um Melanin. Die Tumorzellen gehen mit der Zeit zugrunde, die Melaninschollen werden jedoch nicht resorbiert. Sie sind wie die Kapseln parasitierter *Drosophilae* auch noch im adulten Tier sichtbar. Der Zeitpunkt der Melaninbildung in diesen Tumorstämmen entspricht dem Zeitpunkt der

Kapselbildung in parasitierten Fliegenlarven: im frühen 3. Larvenstadium sind die ersten Melaninkörner sichtbar, die sich dann um die Haufen der Tumorzellen anlagern. OFTEDAL (1952) stellte fest, daß bei bestimmten Stämmen die Zellen der Hämolymphe an der Tumorbildung beteiligt sind. Er nimmt an, daß es sich dabei um eine Melanisierung dieser Blutzellen handelt.

Die Abb. 12 gibt einen schematischen Schnitt durch einen vollständig eingekapselten Parasiten wieder. Das Pigment ist an einzelnen Stellen häufig in verschiedenen Schichten angelagert.

Die Anzahl der abgelegten Parasiteneier scheint keinen Einfluß auf die Stärke der Kapselbildung zu haben. Besitzt die Wirtslarve die Fähigkeit zur Abwehrreaktion, so werden auch bei starker Überinfektion (2—3 Parasiten im gleichen Wirt) in den meisten Fällen alle Keime eingekapselt. Die Tabelle 12 gibt eine Zusammenstellung für überinfizierte *Drosophila*-Larven mit gekapselten und ungekapselten Parasiten.

Parasitenzahl pro Wirt	Kapselzahl	Ungekapselte Parasiten
3	—	3
2	2	—
2	2	—
2	—	2
3	3	—
2	—	2
2	1	1
4	4	—
2	2	—
3	—	3

machte bei überinfizierten *Syrphiden*-Larven eine von diesem Verhalten abweichende Feststellung. Mit steigender Eizahl je Wirt wird dort die Kapselbildung immer lückenhafter. Die Überinfektion ist aber bei den Schwebefliegenlarven viel massiver als bei *Drosophila*. Das total im Wirt abgelagerte Kapselmateriale verteilt sich deshalb auf eine größere Zahl von Keimen. Zudem tritt bei den Syrphiden eine unvollständige Kapselbildung auch bei der Infektion mit nur 1 Ei je Wirt häufiger auf als bei von *Pseudeucoila bochei* infizierten *Drosophila*-Larven.

Die eingekapselten Wespenlarven wurden in männlichen und in weiblichen Larven und Puppen von *Drosophila* nachgewiesen. Die Fähigkeit zur Abwehr ist demnach in beiden Geschlechtern vorhanden.

Tiefe Temperaturen scheinen die Kapselbildung nicht zu beeinflussen. Infektionsversuche, durchgeführt bei 23° C und bei 12° C erzielten im Durchschnitt bei den einzelnen Larven die gleiche Anzahl von Kapseln.

Der Zeitpunkt der Kapselbildung in der *Drosophila*-Larve wurde durch den in Tabelle 13 dargestellten Versuch bestimmt. In 18 Schalen mit je 40 Fliegenlarven des frühen 2. Stadiums aus den Stämmen Zürich und Camargue wurden während 44 Std je 3 Wespenpaare zur Infektion angesetzt. In bestimmten Zeitabständen seziierte ich die Larven aus je 2 Schalen und stellte die Anzahl der eingekapselten und nicht gekapselten Tiere fest. Wie auf S. 270 erwähnt wurde, bildet sich die Kapsel um den Embryo von *Pseudeucoila* kurz bevor er die Eihülle verläßt oder dann um die frisch geschlüpfte Wespenlarve. Infiziert wird



Tabelle 13. Zeitpunkt der Kapselbildung um den Parasiten in der Wirtslarve.

Zeit	Zahl der infizierten <i>Drosophilae</i>				Parasitenzahl					
	L <sub>2</sub>	L <sub>3</sub>		P	Ei		1. Larvenstadium			
		a	b		o. Pig.	m. Pig.	o. Pig.	m. Pig.	Kapsel dünn	Kapsel vollst.
7 <sup>30</sup>	42	20	—	—	21 29,2%	1 1,4%	36 50%	12 16,7%	—	2 2,7%
9 <sup>00</sup>	4	39	9	—	25 44,6%	3 5,9%	25 44,6%	2 3,4%	—	1 1,5%
10 <sup>00</sup>	3	43	22	—	9 18,7%	—	24 50%	5 10,4%	3 6,3%	7 14,6%
11 <sup>00</sup>	4	42	—	—	9 15,8%	—	43 75,3%	3 5,3%	1 1,8%	1 1,8%
14 <sup>00</sup>	—	—	35	—	3 8,3%	—	17 47,2%	1 2,8%	—	15 41,7%
15 <sup>30</sup>	—	—	60	—	6 8,3%	—	31 43,0%	3 4,2%	3 4,2%	29 40,3%
17 <sup>00</sup>	—	—	59	1	4 11,4%	—	18 51,5%	—	—	13 37,1%
17 <sup>30</sup>	1	—	34	—	13 28,3%	1 2,2%	21 45,7%	2 4,3%	1 2,2%	8 17,3%
18 <sup>00</sup>	—	—	21	—	1 3,8%	—	6 23,2%	3 11,5%	2 7,7%	14 53,8%

L<sub>2</sub> = Larve des 2. Stadiums, L<sub>3</sub>a = Larve des frühen 3. Stadiums, L<sub>3</sub>b = Larve des späten 3. Stadiums, P = Puppe, o. Pig. = infizierte *Drosophila*-Larve ohne Pigmentkörner in der Lymphe, m. Pig. = *Drosophila*-Larve mit Pigmentkörnern in der Lymphe, Kapsel vollst. = Kapsel vollständig ausgebildet.

der Wirt im 1. oder im 2. Larvenstadium. Die Embryonalzeit des Parasiten dauert 40—44 Std. Während dieser Zeit häutet sich der Wirt aber schon zum zweitenmal. Aus Tabelle 13 wird deutlich, daß eine direkte Proportionalität zwischen der Zunahme des prozentualen Anteils an Kapseln und dem Alter der *Drosophilae* besteht. Die Zahlen der um 17<sup>30</sup> durchgeführten Sektion scheinen von diesem Ergebnis abzuweichen. Da dort sich aber noch 28,3% der Parasiten in den Eihüllen befinden, ist die Kapselbildung zum Teil noch gar nicht erfolgt. Wahrscheinlich handelt es sich hier um eine verspätete Infektion durch die Wespen. Die Abwehrreaktion des Wirtes manifestiert sich demnach im späten 3. Larvenstadium, kurz vor der Bildung des Puparium.

### 3. Problemstellung.

Die Bildung einer Kapsel ist anscheinend durch den Wirt und durch den Parasiten bedingt. Geht der Anstoß zur Einkapselung vom Wirt aus oder ist der Einfluß des Parasiten ausschlaggebend?

a) Besteht in der Abwehrreaktion eine Spezifität bei den einzelnen *Drosophila*-Wildstämmen?

b) Handelt es sich um eine individuelle Eigenschaft des Parasiten? Spielen Alter und Herkunft der Wespe eine Rolle?

### 4. Experimente.

Die folgenden Versuche sollen darüber entscheiden, ob als Ursache der Kapselbildung eine individuelle Eigenschaft des Parasiten oder eine Spezifität bei den einzelnen Fliegenstämmen anzunehmen ist.

a) *Versuchsanordnung.* Als Wirte wurden nacheinander verschiedene reine *Drosophila*-Wildstämme verwendet, nämlich Sevelen, Berlin, Zürich, Eihoch, Camargue und der Stamm Berlin-Inzucht. Ein einzelnes Experiment erstreckte sich jeweils über 6 Tage. Als Parasiten brauchte ich 5 frisch geschlüpfte Wespenpaare. Jedes dieser 5 Paare kam für den 1. Versuchstag zu je 40 Fliegenlarven des 2. Stadiums aus einem für alle Parasiten identischen, bestimmten Fliegenstamm. Am 2. Versuchstag übertrug ich die 5 Wespenpaare zu je 40 Fliegenlarven eines andern Wildstammes. Dasselbe wiederholte ich an den weiteren 4 Versuchstagen bei den übrigen Wildstämmen. Zum Schluß hatten den 5 Wespenpaaren an 6 aufeinanderfolgenden Tagen je 40 Fliegenlarven aus den 6 erwähnten *Drosophila*-Stämmen zur Eiablage zur Verfügung gestanden. Die Sektion dieser Larven und Puppen erfolgte etwa 72 Std nach dem Ansetzen der Parasiten.

Im ganzen wurden nacheinander 5 parallele Versuchsserien von je 6 Tagen durchgeführt. Die Reihenfolge der zur Infektion kommenden Fliegenstämme wechselte ich in jedem dieser 5 Serien. Im 3. Versuch infizierten zum Beispiel alle Wespenpaare die Fliegenlarven des Zürich-Stammes am 4. Tag. In einer anderen Serie wurden die Larven des Camargue-Stammes am 4. Tag der Infektion ausgesetzt. Die Larven des Zürich-Stammes wurden hier z. B. schon am 1. Tag, also von frisch geschlüpfen Wespen, mit Eiern belegt. Auf diese Weise konnte ich feststellen, ob dem Alter der infizierenden Wespen bei der Kapselbildung eine Rolle zukommt.

Nach JENNI (1951) wirkt bei *Pseudeucoila* die Kopulation als Stimulus zur Eiablage. Aus diesem Grunde wurden für die Versuche Wespenpaare und nicht unbesamte Weibchen verwendet.

b) *Ergebnisse.* In der Tabelle 14 sind die Resultate aus einem der 5 Versuche als Schema zusammengestellt. Es scheint eindeutig zu sein, daß keine Spezifität des einzelnen Parasiten vorliegt. Bei keinem Wespenpaar findet man bei den verschiedenen *Drosophila*-Stämmen einen gleichbleibenden Prozentsatz der Kapselbildung; die Schwankungen sind beim gleichen Paar von Stamm zu Stamm außerordentlich groß. Das gleiche Bild zeigte sich bei den übrigen Versuchen.

Die Tabelle 15 gibt eine Zusammenfassung aller 5 Experimentalserien. Es wurde kein Stamm gefunden, der nicht die Fähigkeit besitzt, Kapseln um *Pseudeucoila*-Larven zu bilden. Die Neigung, die Parasiten einzukapseln, ist jedoch bei den einzelnen *Drosophila*-Stämmen ganz verschieden stark. Am schwächsten reagiert der Stamm Sevelen; Camargue-Larven zeigen die Reaktion am häufigsten. Vergleicht man die Zahlen der ungekapselten und gekapselten Parasiten aus den einzelnen Stämmen statistisch mit der  $\chi^2$ -Methode, so scheinen sich 3 Gruppen zu ergeben. Sevelen unterscheidet sich mit Sicherheit von allen übrigen Stämmen ( $P < 0,001$ ). Die starke Reaktion bei Camargue ist ebenfalls gegen alle Stämme gut gesichert ( $P < 0,001$ ). Eihoch ist noch gesichert gegenüber Berlin-Inzucht, sonst unterscheiden sich die Kapselanteile der 4 Stämme nur zufällig voneinander. Nach der Tabelle 15 scheint ein Zusammenhang zwischen der Parasitenzahl und der Stärke der Reaktion zu bestehen. Die Anzahl der infizierten Tiere überhaupt und der Prozentsatz der Kapselbildung in den einzelnen Stämmen sind jedoch unabhängig voneinander. Das Alter der infizierenden Wespen ist als möglicher Einfluß auf eine stärkere oder schwächere Pigmentanlagerung um den Parasiten ebenfalls auszuschließen. Camargue bildet am häufigsten Kapseln, unabhängig von der Reihenfolge der Stämme in den einzelnen Versuchen. Die Larven von Sevelen zeigen die schwächste Reaktion, ob die verwendeten Wespen nun früh oder spät zur Eiablage in diesem Stamm gelangen.

Die hier diskutierten Ergebnisse erbringen den Nachweis einer stammspezifisch unterschiedlichen Reaktion bei verschiedenen Wildstämmen von *Drosophila*. Diese Wirkung könnte auf einer Immunitätsreaktion gegenüber dem eindringenden

Tabelle 14. *Prozentualer Anteil von eingekapselten Parasiten bei infizierten Tieren aus verschiedenen Drosophila-Stämmen.*

Stamm	Gesamt- zahl	1.Wespen- paar	2.Wespen- paar	3.Wespen- paar	4.Wespen- paar	5.Wespen- paar
<i>Berlin</i>						
Parasiten . . . . .	121	19	30	25	14	33
Kapseln . . . . .	22	8	3	5	3	3
	18,2%	42,1%	10,0%	20,0%	21,4%	9,1%
Wirte mit Pigment . .	40	4	12	4	6	14
	33,1%	21,2%	40,0%	16,0%	42,9%	42,5%
<i>Camargue</i>						
Parasiten . . . . .	177	39	46	35	20	37
Kapseln . . . . .	104	20	24	22	15	23
	58,9%	51,3%	52,2%	62,9%	72,0%	62,2%
Wirte mit Pigment . .	33	7	5	7	3	11
	17,2%	17,9%	10,9%	20,0%	15,0%	29,7%
<i>Sevelen</i>						
Parasiten . . . . .	202	42	35	36	44	45
Kapseln . . . . .	19	2	5	4	3	5
	9,4%	4,8%	14,3%	11,1%	6,4%	14,3%
Wirte mit Pigment . .	29	3	4	3	8	11
	14,3%	7,1%	11,4%	8,3%	18,2%	24,4%
<i>Zürich</i>						
Parasiten . . . . .	97	19	—	8	37	33
Kapseln . . . . .	43	2	—	2	16	23
	44,3%	10,5%	—	25,0%	45,9%	69,7%
Wirte mit Pigment . .	20	8	—	2	7	3
	20,6%	42,1%	—	25,0%	18,9%	9,1%
<i>Eihoch</i>						
Parasiten . . . . .	100	9	26	24	21	20
Kapseln . . . . .	39	7	10	7	3	12
	39,0%	77,7%	38,5%	29,2%	14,3%	60,0%
Wirte mit Pigment . .	14	—	7	5	2	—
	14,0%	—	24,6%	20,8%	9,5%	—
<i>Berlin-Inzucht</i>						
Parasiten . . . . .	118	27	21	26	24	20
Kapseln . . . . .	10	4	3	2	0	1
	8,5%	14,8%	14,3%	7,7%	—	5,0%
Wirte mit Pigment . .	5	1	0	1	1	2
	4,2%	3,7%	—	3,8%	4,2%	10,0%

Der Prozentsatz der Gesamtzahlen wurde nicht als Durchschnitt aus den 5 Einzelergebnissen berechnet, sondern als Anteil aus der Gesamtzahl der Parasiten.

Tabelle 15. *Prozentualer Anteil von eingekapselten Parasiten bei infizierten Drosophilae aus verschiedenen reinen Wildstämmen.*

Stamm	Parasiten- zahl	Kapsel- zahl	Anteil der Kapseln in %					
			gesamt	1.Ver- such	2.Ver- such	3.Ver- such	4.Ver- such	5.Ver- such
Camargue. . . . .	666	359	53,9	76,4	56,1	58,9	57,9	23,4
Eihoch . . . . .	559	197	35,2	16,2	41,6	39,0	27,5	48,9
Zürich . . . . .	582	189	32,5	32,0	22,1	44,3	38,5	36,7
Berlin . . . . .	463	135	29,2	41,7	23,2	18,2	31,3	41,4
Berlin-Inzucht . . . .	463	105	22,7	2,5	48,0	7,6	40,2	7,6
Sevelen. . . . .	481	50	10,4	4,3	25,3	9,4	10,3	3,1

Parasiten beruhen, die sich in den einzelnen Stämmen verschieden stark manifestiert.

Es stellte sich die Frage nach der Ursache dieser Stammspezifität. Falls sie sich als genetisch festgelegt erwies, mußten bei den 3 Gruppen von Wildstämmen



verschiedene erblich bedingte Reaktionssysteme angenommen werden. Zudem konnte damit die Nichtspezifität der einzelnen Wespen bewiesen werden.

### 5. Selektion und Kreuzung.

Durch *Selektion* mußte versucht werden, einen Fliegenstamm mit totaler Abwehr und einen Stamm ohne die Fähigkeit zur Kapselbildung zu erhalten. Eine anschließende Kreuzung zwischen diesen beiden Selektionsstämmen konnte eventuell Aufschluß über das verschiedene Verhalten der einzelnen Stämme geben.

Zur Selektion wurde der Stamm Camargue, mit einem starken Abwehrvermögen und der Stamm Sevelen, mit schwacher Reaktion, benutzt.

a) *Versuchsanordnung.* 10 Fliegenpaare, die ich willkürlich aus der *Sevelenzucht* auswählte, wurden einzeln in 10 kleinen Schalen mit *Drosophila*-Futter angesetzt. Nach 2—3 Tagen hatten sich die von diesen Fliegen abgelegten Eier zu Larven des 2. Stadiums entwickelt. Je 40 dieser Larven übertrug ich auf frisches Futter und ließ sie von je 2 besamten *Pseudeucoila*-Weibchen während 2 Tagen infizieren. Da auch mehrere Parasiten im gleichen Wirt keine Veränderung in der Reaktion hervorrufen, spielte hier die Überinfektion keine Rolle. Die Wahrscheinlichkeit einer Infektion wurde dagegen mit 2 Parasiten je Schale erhöht. Zwei Tage nach dem Ansetzen der Wespen wurden die Parasiten entfernt und die Larven und Puppen von *Drosophila* aus allen 10 Schalen seziiert. Damit ergab sich bei den Nachkommen der Einzelfliegenpaare ein prozentualer Anteil an Kapseln und an Wirtstieren mit Pigmentbildung. Diejenigen 3 Fliegenpaare, deren Nachkommen die schwächste Reaktion gezeigt hatten, wurden weiter gezüchtet. Von ihren Söhnen und Töchtern (den Geschwistern der seziierten Larven und Puppen) wurden je nach der Zahl der geschlüpften Tiere 3—9 unbefruchtete Weibchen mit je einem Männchen aus derselben Zucht gepaart und dann zur Eiablage angesetzt. Wieder kamen je 40 der Nachkommen zur Selektion, die 3 Fliegenpaare mit der schwächsten Reaktion gelangten wiederum zur Weiterzucht. Dasselbe Verfahren wurde beim Stamm Camargue angewandt, nur wurden hier diejenigen Fliegenpaare, deren Nachkommen die stärkste Abwehr zeigten, weiter gezüchtet.

b) *Ergebnisse.* Die Tabelle 16 gibt die Resultate aus den beiden Selektionsreihen wieder. Es gelang nicht, einen Stamm mit totaler Abwehr bzw. ohne jede Fähigkeit zur Kapselbildung herauszuzüchten. Bei Camargue scheint nach

Tabelle 16. *Selektion bei den Stämmen Camargue und Sevelen für einen Stamm mit starker bzw. schwacher Reaktion gegenüber der Parasitierung.*

Datum	Generation	Zahl der Parasiten	Kapseln %	Parasiten Larven mit Pigment %	Total der Tiere mit Reaktion %
Camargue					
8. 12. 51	G <sub>1</sub>	162	58,0	3,7	61,7
?	G <sub>2</sub>	35	77,1	11,4	88,5
26. 1. 52	G <sub>3</sub>	248	60,9	5,2	66,1
14. 2. 52	G <sub>4</sub>	388	64,4	16,8	81,2
7. 3. 52	G <sub>5</sub>	536	49,1	28,9	78,0
1. 4. 52	G <sub>6</sub>	238	52,1	23,5	75,6
Sevelen					
15. 11. 51	G <sub>1</sub>	102	13,7	4,9	18,6
22. 12. 51	G <sub>2</sub>	73	16,4	4,2	20,6
10. 1. 52	G <sub>3</sub>	64	23,4	10,9	34,3
28. 1. 52	G <sub>4</sub>	194	13,9	15,9	29,8
14. 2. 52	G <sub>5</sub>	410	3,2	20,0	23,2
8. 3. 52	G <sub>6</sub>	561	0,2	19,9	20,1
1. 4. 52	G <sub>7</sub>	161	0,6	14,9	15,5

G<sub>1</sub>—G<sub>7</sub> = Selektionsgenerationen.

6 Generationen kaum eine stärkere Neigung zur Ausbildung von vollständigen Kapseln zu bestehen. Dagegen hat die Reaktionsfähigkeit im gesamten zugenommen. In immer mehr Fällen wird bei einer Infektion von den Larven und Puppen Pigment gebildet. Im Gegensatz zu Sevelen ist dieses Pigment zusammengeklumpt und in groben Schollen verteilt. Häufig gelingt es dem Parasiten, sich aus der ganz ausgebildeten Kapsel wieder zu befreien. *Drosophila*-Puppen, die einen lebenden Wespenkeim und eine leere, geöffnete Kapsel enthielten, wurden zum Prozentsatz der infizierten, pigmentierten Tiere gerechnet. Wahrscheinlich besteht bei Camargue die Möglichkeit einer erfolgreichen Selektion. Da die Stärke der Reaktion aber anscheinend nur langsam zunimmt, müßte sich diese Selektion über zahlreiche Generationen erstrecken. Beim Wildstamm Sevelen nimmt die Neigung zur Ausbildung von vollständigen Kapseln allmählich ab und sinkt nach 6 Generationen unter 1%. Gleichzeitig ist aber eine Zunahme der Pigmentbildung festzustellen. Dieses Pigment ist im Unterschied zu den Larven und Puppen von Camargue sehr feinkörnig und scheint den Parasiten nicht zu beeinflussen. Durch die Selektion konnte bis heute die Fähigkeit zur Reaktion gegenüber dem Parasiten bei Sevelen kaum vermindert werden. Art und Stärke der Abwehr haben sich jedoch verändert. Ihre Wirkung scheint herabgesetzt zu sein; an Stelle von Kapseln entsteht nur noch Pigment.

c) *Kreuzungen*. Tiere aus dem Camargue-Stamm  $G_6$  wurden mit Sevelenfliegen aus  $G_7$  reziprok gekreuzt. Von ihren Nachkommen wurden je 40 als Larven des 2. Stadiums der Infektion von besamten *Pseudeucoila*-Weibchen ausgesetzt und die Zahl der reagierenden Tiere geprüft. Die Geschwister der kontrollierten Larven und Puppen kamen als  $F_1$ -Imagines zur inter se-Kreuzung. Ein Teil der Fliegen von Camargue  $G_6$  und Sevelen  $G_7$  wurden nach der auf S. 276 erwähnten Art zur Selektion weiter gezogen. Die Tabelle 17 stellt die Resultate der 1. Kreuzung dar. Als Vergleich sind die Resultate aus den 2 Selektionsreihen der entsprechenden inter se gekreuzten Generationen von Camargue und Sevelen aufgetragen. Die Tabelle 18 gibt Aufschluß über die Verhältnisse bei der  $F_2$  der Kreuzung Camargue  $\times$  Sevelen. Die Selektion wurde ebenfalls weiter betrieben. Um den Streubereich der beiden herausgezüchteten Stämme zu kontrollieren, wurden nicht, wie gewohnt, diejenigen Fliegenpaare, die die stärkste bzw. die schwächste Reaktion zeigten, weitergezogen. Beim Camargue-Stamm wurden diesmal diejenigen Fliegen, deren Nachkommen den kleinsten Anteil an Kapseln

Tabelle 17. Kreuzung des Stammes Camargue (C) mit dem Stamm Sevelen (Se).

Kreuzung	Zahl der Fliegenpaare	$F_1$				Selektion				
		Zahl der Parasiten	Kapseln %	Wirte mit Pigment %	Total %	Generation	Zahl der Parasiten	Kapseln %	Wirte mit Pigment %	Total %
$G_6 \times G_7$	15	289	53,6	8,0	61,6	$G_7$	211	48,3	28,0	76,3
$C \times Se$	8	106	38,5	15,1	53,6	$C$				
$G_7 \times G_6$						$G_8$	120	0,8	12,5	13,3
$C \times C$						$Se$				

Als Vergleich zu den Befunden in der  $F_1$  (vorn) steht hinten die prozentuale Verteilung an Kapseln aus den reinen Selektionsstämmen der entsprechenden Generation. Total = Total der reagierenden Tiere der  $F_1$  in %.  $G$  = Selektionsgeneration,  $C$  = Camargue,  $Se$  = Sevelen.

Tabelle 18. *Prozentualer Anteil an Kapseln und Pigment in der F<sub>2</sub> der Kreuzung Camargue (C) × Sevelen (Se).*

F <sub>1</sub> -Tiere inter se aus	Zahl der Fliegen- paare	F <sub>2</sub>				Gegenselektion				
		Zahl der Parasiten	Kapseln %	Wirt mit Pigment %	Total %	Gene- ration	Zahl der Parasiten	Kapsel %	Wirt mit Pigment %	Total %
G <sub>6</sub> × G <sub>7</sub>	26	511	30,7	7,2	37,9	G <sub>8</sub>	45	35,6	26,7	62,3
C × Se						C				
G <sub>7</sub> × G <sub>6</sub>	11	194	45,4	9,8	55,2	G <sub>9</sub>	64	12,5	6,3	18,8
Se × C						Se				

Als Vergleich die prozentuale Verteilung an Kapseln aus den Selektionsstämmen. Erklärung dazu im Text. Total = Total der reagierenden Tiere der F<sub>2</sub> in %. G = Selektionsgeneration, C = Camargue, Se = Sevelen.

und Pigment aufwiesen, zur Weiterzucht gewählt. Sevelen führte ich diesmal mit dem Stamm entsprechend am stärksten reagierenden Individuen weiter.

d) *Resultate.* Die Zahl der gebildeten Kapseln in F<sub>1</sub>-Tieren aus der Kreuzung C × Se entspricht dem Prozentsatz der eingekapselten Parasiten im Stamme Camargue. Bei der reziproken Kreuzung (Se × C) besteht eine scheinbar schwächere Reaktion. Der zahlenmäßige Unterschied zwischen den 2 Kreuzungen ist jedoch statistisch nicht gesichert, er kann nur zufällig sein. In der F<sub>2</sub> ist die Zahl der Pigment und Kapseln bildenden Tiere aus der Kreuzung C × Se im Vergleich zur F<sub>1</sub> fast um die Hälfte gesenkt. Diese Zahlen würden für genetisch festgelegte Faktoren mit dominanter Wirkung sprechen. Die Tiere aus der Kreuzung Se × C zeigen in der F<sub>2</sub> dagegen eine erhöhte Reaktionsfähigkeit gegenüber dem Parasiten, verglichen mit den entsprechenden Resultaten der F<sub>1</sub>. Annahmen für eine dominante oder rezessive Wirkung genetischer Faktoren können deshalb nur mit Vorsicht gemacht werden.

Die zur selben Zeit wie die Kreuzung durchgeführte Selektionszüchtung (Tabelle 17) weicht in ihren Ergebnissen nicht von den Zahlen aus den früheren Generationen ab. Bei Camargue weisen etwa 75% der Tiere eine Reaktion gegen *Pseudeucoila* auf, bei Sevelen nur etwa 13%. Kapseln werden im 2. Fall nur von 0,8% der Tiere ausgebildet. Die bei der nächsten Fliegengeneration durchgeführte Gegenselektion zeigt ebenfalls keine wesentlichen Unterschiede im Vergleich zu den früheren Resultaten (Tabelle 16 u. 18, S. 276, 278). Der Camarguestamm besitzt hier wohl eine etwas herabgesetzte Reaktion, doch ist der Unterschied nicht von Bedeutung.

e) *Zusammenfassung.* Bei Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* kann nach einer Infektion mit *Pseudeucoila*-Eiern die Bildung von Pigment und eine Einkapselung des Parasiten im Wirt erfolgen. Diese Eigenschaft ist nicht bei allen Stämmen gleich stark ausgebildet, es besteht ein sicherer Unterschied im Abwehrvermögen. Die Ergebnisse der Kreuzung von den 2 entgegengesetzt reagierenden Stämmen Camargue und Sevelen nach vorangegangener Selektion lassen die Annahme einer genetischen Grundlage dieser Fähigkeit zu. Diese Reaktionsfähigkeit beruht möglicherweise auf einem polyfaktoriellen System mit teilweise dominanter Wirkung und eventuell unvollständiger Penetranz. Ganz zuverlässige Schlüsse können erst nach der Weiterführung der Selektion über viele Generationen und einer erneuten Kreuzung gezogen werden.



Die Fähigkeit zur Pigment- und Kapselbildung nach der Parasitierung kann eventuell durch eine Immunitätsreaktion bei den Wildfliegen erklärt werden. JENNI (1951) beobachtete die gleiche Erscheinung nach der Infektion mit einem anderen *Drosophila*-Parasiten, mit der Schlupfwespe *Phänocarpa tabida*. Antigen-Antikörperreaktionen wurden bei *Drosophila* durch FOX (1949) nachgewiesen. Die Bildung der Immunitätsstoffe zur Abwehr des Parasiten müßte dann bei den einzelnen Stämmen je nach ihrer Herkunft verschieden sein; sie könnte eventuell auch ganz fehlen. Neben dieser spezifischen Eigenschaft der Fliegen muß der Anstoß zur Kapselbildung auch von einer spezifischen Wirkung des Parasiten ausgehen. Bei den Untersuchungen von JENNI (1951) trat, wie früher erwähnt, nie eine Reaktion gegen *Pseudeucoila* auf. Diese Erscheinung konnte erst nach der Verwendung von frisch eingefangenen Wespen beobachtet werden.

Versuche mit weiteren *Drosophila*-Stämmen aus geographisch weit entfernten Gebieten und mit neuen Wildfängen von *Pseudeucoila* könnten zur Lösung dieser Probleme beitragen.

#### *Schlußzusammenfassung.*

1. Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich mit Bestrahlungsversuchen bei der entomophagen Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD, einem Parasiten von *Drosophila melanogaster*.

2. Als Versuchsmaterial zur Erzeugung von sichtbaren Mutationen oder von dominanten Letalfaktoren dienen adulte Männchen und Weibchen sowie Larven und Puppen in verschiedenen Stadien.

3. Die Technik der Bestrahlung wird beschrieben.

4. Die Bestrahlung von besamten Weibchen bleibt in bezug auf *sichtbare Mutationen* ohne Erfolg.

5. Eine große Zahl von Weibchen weist nach der Röntgenbehandlung keine Nachkommen auf. Anzahl und Lebensfähigkeit der abgelegten Eier von bestrahlten Tieren werden mit den Eiern von unbestrahlten Weibchen verglichen. Die Untersuchungen zeigen, daß eine Röntgenbehandlung bei adulten unbesamten Weibchen die Sterilisation eines großen Teils der Eier hervorruft, die bei 3000 r 100% erreichen kann.

6. Die *Ovarien* frisch geschlüpfter Weibchen enthalten zum großen Teil voll ausgewachsene Eier, deren Kerne sich wahrscheinlich in später Prophase oder in früher Metaphase der ersten Reifeteilung befinden. Etwa 2 Tage nach dem Schlüpfen der Imago haben alle Keimzellen diesen Reifezustand erreicht. Eizellen, deren Kerne sich in Prophase oder Metaphase befinden, scheinen besonders empfindlich auf Röntgenstrahlen zu sein. Bei *Pseudeucoila*-Weibchen fehlt nach einer Bestrahlung die Möglichkeit eines Nachschubes von entwicklungsfähigen Eiern. Die Verwendung von adulten Weibchen scheint daher zur Erzeugung von sichtbaren Mutationen durch Röntgenstrahlen nicht aussichtsreich.

7. Auch nach der Bestrahlung von *Pseudeucoila*-Larven und *Pseudeucoila*-Puppen können keine sichtbaren Mutationen festgestellt werden. Behandelte Larven verpuppen sich häufig nicht oder sterben kurz vor dem Schlüpfen. Durch Abschirmen mit Blei gelingt es, einige Adulttiere zu erhalten. Bestrahlte Puppen sind ebenfalls häufig im Schlüpfen behindert.

8. Bestrahlte Männchen werden mit unbesamten Weibchen gepaart und ihre Nachkommen in der F<sub>1</sub> und F<sub>2</sub> auf sichtbare Mutationen geprüft. In den meisten

Fällen weichen die kontrollierten Tiere nicht von der Wildform ab. In einer Zuchtflasche treten Männchen mit verkrüppelten Extremitäten auf. Da eine Weiterzucht nicht gelingt, kann der Nachweis für den Mutationscharakter der Veränderungen nicht erbracht werden.

9. Bei Tieren mit Haplo-Diplomechanismus können bei den Männchen durch bestimmte Verschiebungen im *Geschlechtsverhältnis* der Nachkommen Sterilitätsfaktoren von dominanten Letalfaktoren unterschieden werden. Das normale Geschlechtsverhältnis bei *Pseudeucoila* wird näher untersucht; es stellen sich dabei starke, von den Zuchtbedingungen abhängige Schwankungen heraus. Bestrahlte Männchen weisen einen bedeutenden Ausfall an Töchtern auf. Eine Dosisabhängigkeit ist nicht festzustellen. Die Ergebnisse sind nicht eindeutig. Wahrscheinlich treten neben dominanten Letalfaktoren schon nach einer Behandlung mit relativ niedrigen Röntgendosen auch Sterilitätsfaktoren auf.

10. Es wird versucht, die Wirkung von *dominanten Letalfaktoren* direkt durch einen erhöhten Ausfall an Embryonen und Larven in der  $F_1$  bestrahlter Männchen nachzuweisen. Die entsprechenden Experimente ergeben mit Sicherheit eine Zunahme der Sterblichkeit bei der  $F_1$  behandelten Männchen, die nur durch dominante Letalfaktoren bewirkt werden kann. Da die starke Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses zugunsten der Söhne nicht dem relativ kleinen Ausfall an diploiden Keimen entspricht, ist neben den dominanten Letalfaktoren gleichzeitig eine teilweise Sterilisation der Männchen anzunehmen.

11. Die Entwicklungszeiten bei infizierten und nichtinfizierten Larven und Puppen von *Drosophila* werden miteinander verglichen. Es ergibt sich eine gesicherte Entwicklungshemmung bei den infizierten Tieren.

12. An Orcein-Quetschpräparaten aus Gehirnganglien von *Pseudeucoila*-Larven des 3. Stadiums lassen sich die *Chromosomenverhältnisse* feststellen. Das Männchen enthält im Soma  $n = 10$  Chromosomen, das Weibchen  $2n = 20$ . Geschlechtschromosomen und Polyploidie können nicht nachgewiesen werden. Ein Chromosomenkomplex wird zusammengestellt.

13. Nach der Infektion durch Wespen aus frischen Wildfängen trat in den befallenen Fliegenlarven eine *Reaktion gegen den Parasiten* auf. Die *Pseudeucoila*-Keime werden durch Anlagerung von dunklem Pigment in eine Kapsel gehüllt und dadurch zum großen Teil unschädlich gemacht. Die *Kapselbildung* erfolgt in den einzelnen Wirtslarven ganz unregelmäßig, manchmal vereinzelt, dann tritt sie wieder gehäuft auf. Die Anzahl der abgelegten Eier je Wirt scheint keinen Einfluß auf die Stärke der Kapselbildung zu haben. Die eingekapselten Wespenlarven werden in männlichen und in weiblichen Larven und Puppen von *Drosophila* gebildet. Der Zeitpunkt der Entstehung der Kapsel in der Wirtslarve wird bestimmt.

14. Nach Infektionsversuchen an 6 verschiedenen reinen Wildstämmen von *Drosophila melanogaster* läßt sich in der Fähigkeit zur Kapselbildung eine *Stammspezifität* feststellen. Der Stamm Camargue zeigt die stärkste Reaktion. Die Fliegenlarven bilden hier im Vergleich zu den anderen Stämmen nach einer Infektion am häufigsten Kapseln. Sevelen reagiert dagegen am schwächsten, die Fähigkeit zur Kapselbildung ist hier am wenigsten ausgeprägt. Vier andere Stämme weisen eine mittlere Reaktionsstärke auf. Durch Selektion wird versucht, einen Stamm mit totaler Abwehr und einen Stamm ohne Reaktionsfähigkeit

zu erhalten. Camargue und Sevelen werden zu dieser *Selektion* benutzt. Es gelang bis jetzt nicht, einen Stamm mit vollständiger Abwehr-bzw. ohne jede Reaktion herauszuzüchten. Nach 6 Generationen hat bei Camargue die Fähigkeit zur Reaktion noch zugenommen. Auch bei Sevelen ist nach 7 Generationen eine Veränderung in der Abwehreigenschaft festzustellen. Hier ist vor allem ihre Wirkung herabgesetzt. An Stelle von Kapseln entsteht in der Wirtslarve nur noch Pigment.

15. Tiere aus den beiden selektionierten Stämmen werden reziprok ausgekreuzt. Die Ergebnisse der *Kreuzungen* lassen die Annahme einer *genetischen Grundlage* dieser Reaktionsfähigkeit gegenüber dem Parasiten zu. Es scheint sich dabei um ein polyfaktorielles System mit teilweise dominanter Wirkung zu handeln.

### Literatur.

BODENSTEIN, D.: The postembryonic development of *Drosophila*. Biology of *Drosophila*, edited by M. Demerec, S. 275. 1950. — FOX, A. S.: Immunogenetic studies of *Drosophila melanogaster*. Genetics **34**, 647 (1949). — FRÜHAUF, E.: Legeapparat und Eiablage bei Gallwespen. Z. wiss. Zool. **121** (1923). — HARTUNG, E. W., and M. G. TILLINGHAST: The nature of the pigmented sheath in *Drosophila* tumors. Science (Lancaster, Pa.) **109**, 565 (1949). — HEIDENTHAL, G.: The occurrence of X-ray induced dominant lethal mutations in *Habrobracon*. Genetics **30**, 197 (1945). — JENNI, W.: Beziehungen zwischen Geschlechtsverhältnis und Parasitierungsgrad einer in *Drosophila*-Larven schmarotzenden Gallwespe (*Eucoila* sp.). Rev. suisse Zool. **54** (1947). — Beitrag zur Morphologie und Biologie der Cynipide *Pseudeucoila bochei* WELD, eines Larvenparasiten von *Drosophila melanogaster*. Acta zool. (Stockh.) **32** (1951). — KERSCHNER, J.: Dominant lethals induced by X-ray in sperm of the wasp *Melittobia* sp. Anat. Rec. **96** (1946). — LEA, D. E.: Actions of radiations on living cells, S. 192. Cambridge university Press 1947. — MARTIN, A.: An introduction to the genetics of *Habrobracon juglandis* ASHMEAD, S. 192. New York: The Hobson Book Press 1947. — METZ, C. W., and R. D. BOCHE: Observations on the mechanism of induced chromosome rearrangements in *Sciara*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **25**, 280 (1939). — OFTEDAL, P.: Histology and Histogenesis of *Drosophila* Tumors. Science (Lancaster, Pa.) **116** (1952). — RAY, D. T.: Dominant lethals induced by X-ray in sperm of the chalcidoid wasp *Mormoniella vitripennis*. Biol. Bull. **95**, 257 (1948). — RUSSEL, E. S.: A comparison of benign and „malignant“ tumors in *Drosophila melanogaster*. J. of Exper. Zool. **84**, 363 (1940). — SCHNEIDER, F.: Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. Vjschr. naturforsch. Ges. Zürich **95** (1950). — SMITH-STOCKING, H.: Genetic studies on selective segregation of chromosomes in *Sciara coprophila* LINTNER. Genetics **21**, 421 (1936). — STARK, M. B.: A benign tumor that is hereditary in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. **5**, 573 (1919). — TORVIK-GREB, M.: The chromosomes of *Habrobracon*. Biol. Bull. **68** (1935). — WELD, L. H.: Descriptions of new cynipidae including two new genera. Proc. Ent. Soc. Washington **46** (1944). — WHITING, A. R.: Variegated eye color in the parasitic wasp *Habrobracon*. Coll. Net **8** (1933). — Eye colors in the parasitic wasp *Habrobracon* and their behavior in multiple recessives and in mosaics. J. Genet. **29**, 99 (1934). — Sensitivity to X-ray of stage in oogenesis of *Habrobracon*. Genetics **24**, 89 (1939). — X-ray sensitivity of first meiotic prophase and metaphase in *Habrobracon* eggs. Genetics **27**, 174 (1942). — WHITING, P. W.: Studies on the parasitic wasp *Habrobracon brevicornis*, I. Genetics on an orange-eyed mutation and the production of mosaic males from fertilized eggs. Biol. Bull. **41**, 42 (1921). — The production of mutations by X-ray in *Habrobracon*. Science (Lancaster, Pa.) **68** (1928). — Dominant lethal genetic effects caused by neutrons. Science (Lancaster, Pa.) **84**, 68 (1936). — *Habrobracon* as a means for testing the effectiveness of physical agents in causing mutations. Proc. Pennsylv. Acad. Sci. **11**, 50 (1937).

Dr. EVA SCHLEGEL-OPRECHT, Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut  
der Universität Zürich.



Aus dem Max Planck-Institut für Züchtungsforschung Voldagsen.  
DAS LABILE GEN *PALLIDOVARIABLE* VON *EPILOBIUM*,  
SEINE MANIFESTATION UND ENTSTEHUNG  
IN VERSCHIEDENEN PLASMONABÄNDERUNGEN\*.

Von  
P. MICHAELIS.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 15. März 1953.)

Im Laufe der Untersuchungen über die Abänderungsmöglichkeiten des plasmatischen Erbgutes wurden 1943 unter den Nachkommen der Plasmonabänderung *vernicosum* des *Epilobium-hirsutum*-Essen ♀ × *Ep. parviflorum*-Tübingen ♂-Bastardes bleiche grüngefleckte Pflanzen gefunden, die in hohem Maße den von CORRENS (1919) bei *Capsella* beschriebenen *albovariabilis*-Pflanzen glichen und wie diese durch ein labiles chromosomales „Gen“ bedingt sind. Eine ausführliche Untersuchung dieses „Genes“ konnte nicht im Arbeitsplane des Verfassers liegen. Es ergab sich jedoch im Laufe der Untersuchungen zur Plasmavererbung, daß der *Pallidovariabile* (= *Pall*) genannte Zustand in den Chromosomen auch für diese Arbeiten in mehrfacher Beziehung von Interesse ist. Die Manifestation von *Pall* und die Lebensfähigkeit der *pallidov.*-Zellen sind in hohem Maße auch vom plasmatischen Erbgut abhängig. In bestimmten Kreuzungen kann dadurch eine mütterliche, plasmatische Vererbung vorgetäuscht werden. Schließlich wurde 1949 gefunden, daß der labile Zustand *Pall* bevorzugt in bestimmten Plasmotypen entsteht. Es seien hier die für diese Probleme wesentlichen Daten zusammengestellt.

### A. Das Vorkommen von *pallidovariabile*-Pflanzen.

*Pallidovariabile*-Pflanzen sind unter den zahlreichen *Epilobium*-Sippen und ihren Kreuzungen bisher nur in den Nachkommenschaften des *Epilobium-hirsutum*-Essen ♀ × *Ep.-parviflorum*-Tübingen ♂-Bastardes gefunden worden.

#### 1. Die Eltern.

Beide *Epilobium*-Sippen wurden mir 1941 von H. BRÜCHER (1943) übergeben und gehen auf Sortimentsnummern von LEHMANN (1941) zurück. *Epilobium hirsutum* Essen stammt aus der Nachkommenschaft des *Epilobium hirsutum* 43 von LEHMANN. Es ist anzunehmen, daß die beiden *Epilobium*-Sippen seit ihrer Sammlung durch Selbstung vermehrt wurden. Vom Verfasser wurden für alle Kreuzungen der Jahre 1941—1945 je ein Klon: *Epilobium hirsutum* Essen 1941. 549. 1 und *Epilobium parviflorum* Tübingen 1941. 8450. 1, für die Kreuzungen nach 1945 die Klone: *hirs.* Essen 1947. 549. 1 und *parv.* Tübingen 1947. 1. 8 aus der F<sub>1</sub> der alten Klone verwendet.

Auf diesen Klonen sind im Laufe der Jahre zahlreiche Selbstungen und Kreuzungen hergestellt worden, besonders seit mit dem Klon *hirs.* Essen 1947. 549. 1 Mutationsversuche zur Frage der Plasmonmutabilität und mit dem Klon

\* Herrn Prof. Dr. O. RENNER zum 70. Geburtstag gewidmet.

*parv.* Tübingen 1947. 1. 8 Mutationsversuche zwecks Herstellung plasmonempfindlicher Genmutanten durchgeführt wurden. Über die Größe dieser Nachkommenschaften gibt Tabelle 1 Auskunft. *Pallidovariabile*-Pflanzen wurden nie beobachtet.

Tabelle 1.

	Kombinationen	Pflanzenzahl
<i>Ep. hirs.</i> Essen		
Selbstungen, zum Teil mit mutagenen Agentien behandelt	—	2112
F <sub>2</sub> -Selbstungen aus Behandlungsversuchen . . . . .	280	14811
Kreuzungen mit anderen Sippen und Arten . . . . .	39	1309
F <sub>n</sub> -Kreuzungen und Rückkreuzungen . . . . .	36	1591
<i>Ep. parv.</i> Tübingen		
Selbstungen, zum Teil mit mutagenen Agentien behandelt	—	16655
F <sub>2</sub> -Selbstungen aus Behandlungsversuchen . . . . .	1852	56119
Kreuzungen mit anderen Sippen und Arten . . . . .	34	1938
F <sub>n</sub> -Kreuzungen und Rückkreuzungen . . . . .	7	167

## 2. Der *Epilobium-hirsutum*-Essen $\times$ *parviflorum*-Tübingen-Bastard.

Der *Ep.-parv.*-Tübingen ♀  $\times$  *hirs.*-Essen ♂-Bastard ist normalwüchsig. An ihm und seinen Nachkommen (Tabelle 2) ist *Pall* nie beobachtet worden. Der reziproke Bastard *Ep. hirs.* Essen ♀  $\times$  *parv.* Tübingen ♂ ist infolge Entwicklungsstörungen zwischen dem *hirs.*-Essen-Plasma und dem Bastardkern stark verzweigt und kommt unter den üblichen Entwicklungsbedingungen nie zur Blüte. Nur unter extremen Umweltsbedingungen, die meistens nur mit Hilfe von Klimakammern herzustellen sind, lassen sich die Entwicklungsstörungen modifikativ beseitigen. Auf den dann entstehenden, jedoch stets pollensterilen Blüten können einzelne Kreuzungen durchgeführt werden (Tabelle 2). Auch an diesem Bastard und seinen Nachkommen konnten *pallidov.*-Pflanzen nicht beobachtet werden.

Tabelle 2.

	Pflanzenzahl
<i>Ep. parv.</i> Tübingen ♀ $\times$ <i>hirs.</i> Essen ♂	
Anzahl der aufgezogenen Pflanzen . . . . .	1573
Selbstungen (Ansatz schlecht, aus 432 Kreuzungen) . .	380
Kreuzungen mit <i>Ep.-hirs.</i> -Sippen . . . . .	2233
Kreuzungen mit anderen Arten . . . . .	1792
<i>Ep. hirs.</i> Essen ♀ $\times$ <i>parv.</i> Tübingen ♂	
Anzahl der aufgezogenen Pflanzen . . . . .	59288
Kreuzungen mit verschiedenen <i>hirs.</i> -Sippen und mit Abänderungen . . . . .	1192

## 3. Die Abänderungen des *Epilobium-hirsutum*-Essen ♀ $\times$ *parviflorum*-Tübingen ♂-Bastardes (MICHAELIS 1949b, 1953).

Bei mehrjähriger Kultur der Zwergbastarde mit *hirs.*-Essen-Plasma entstehen nach Ablauf einer längeren Zeitperiode und unter bestimmten Umweltsbedingungen abgeänderte Triebe der verschiedensten Art. Es läßt sich nachweisen, daß diese Triebe ein abgeändertes, plasmatisches Erbgut besitzen. Diese in zahlreichen Trieben und Individuen beobachteten Abänderungen wurden auf Grund kennzeichnender Merkmale zu Gruppen vereinigt und benannt. Der hier besonders interessierende Typus *vernicosum*, von dem später das sehr ähnliche

*cicatricosum* abgetrennt wurde, ist gekennzeichnet durch eine weitgehende Beseitigung der Wuchsstörungen, so daß die *vernicosum*-Pflanzen der reziproken Kreuzung an Wuchshöhe nur wenig nachstehen, aber schwächer verzweigt sind. Die etwas starren, dunkelgrünen Blätter sind wellig-buckelig, sie sind kaum behaart und besitzen einen starken Fettglanz. Wenn Blüten entstehen, so sind sie verkleinert, hell kirschrot und völlig pollensteril. Die 1941 zuerst aufgetretene *vernicosum*-Pflanze  $E_3$  wurde vegetativ stark vermehrt und zu zahlreichen Kreuzungen verwendet. In den folgenden Jahren ist *vernicosum* an den Zwergbastarden immer wieder neu entstanden (Tabelle 3).

Tabelle 3.

Zahl der Stecklinge des <i>vernicosum</i> -Klones $E_3$ . . . . .	227
Zahl der 1941—1945 an diesem Klon entstandenen sekundären Abänderungen . . . . .	55
Zahl der 1947—1953 neu aufgetretenen <i>vernica</i> . . . . .	888
Mindestzahl der bisher in Protokollen <sup>1</sup> erfaßten weiteren Plasmonabänderungen . . . . .	7218

<sup>1</sup> In den Jahren 1946, 1948 und 1951 wurden die Abänderungen nicht ausführlich protokolliert. Abänderungen, die mehrmals an einer Pflanze auftraten, wurden nur einmal, Abänderungen, die so klein blieben, daß eine eindeutige Zuordnung zu Gruppen nicht möglich war, wurden nicht gezählt.

Während der klonweisen Vermehrung treten sowohl an den *vernicosum*-Stecklingen wie auch an den anderen Plasmonabänderungen nach anfänglicher Konstanz neue sekundär abgeänderte Triebe auf, wobei die Art dieser sekundären Abänderungen auf den einzelnen primären Abänderungen spezifisch verschieden ist. Die später zu erwähnende Abänderung *aemulum* entstand auf diese Weise aus dem *vernicosum*-Klon  $E_3$ .

An allen bisher beobachteten primären und sekundären Plasmonabänderungen wurde nie das *pallidovariabile*-Merkmal gefunden. Es muß das betont werden, da z. B. der *vernicosum*-Klon  $E_3$  nachweislich das dominante Gen *Pall* enthält.

#### 4. Die Nachkommenschaften der Plasmonabänderungen des *Epilobium-hirsutum*-Essen ♀ × *parviflorum*-Tübingen ♂-Bastardes.

Auf den verschiedenen Abänderungen wurden zur Feststellung ihrer Erbnatur die verschiedensten Kreuzungen durchgeführt, wobei die Art der Kreuzungen einerseits durch die hohe Pollensterilität der Abänderungen, andererseits durch die zur Untersuchung der Plasmavererbung notwendige Kreuzungsmethodik gegeben war. Mit Hilfe dieser Kreuzungen wurden in die Plasmen der Abänderungen fremde Kerne und späterhin auch die Gene der abgeänderten Triebe in die Plasmen fremder Sippen eingelagert.

Unter den Nachkommen der Plasmonabänderungen treten dieselben Pflanzentypen auf, die an den Plasmonabänderungen auch während der vegetativen Vermehrung entstehen. Die plasmonabhängigen Merkmale werden unabhängig voneinander, jedoch ausschließlich durch die Mutter vererbt, wobei die Zahlenverhältnisse unregelmäßig sind und mit dem Ausprägungsgrad des Merkmals an der mütterlichen Blüte schwanken können. Trotz dieser sehr eindeutigen mütterlichen Vererbung der Reaktionsnorm nehmen aber auf den Ausprägungsgrad der plasmaabhängigen Merkmale zahlreiche Kerngene Einfluß. In bezug auf weitere Einzelheiten sei auf frühere Veröffentlichungen verwiesen (MICHAELIS 1949b, 1953).



Die Zahlen der Tabellen 4 und 5 zeigen, daß *pallidovariabile*-Pflanzen bisher ausschließlich unter den Nachkommen der Plasmonabänderung *vernicosum* und der aus *vernicosum* sekundär entstandenen Abänderung *aemulum* aufgetreten sind. Die Zahlenverhältnisse sind in den einzelnen Kreuzungen auf *vernicosum* sehr verschieden, auch wenn die Kreuzungen auf demselben Klon durchgeführt wurden, was einerseits durch die häufige Rückmutation von *Pall* zum normalen Zustand, andererseits durch die starke Beeinflußbarkeit seiner Manifestation zu erklären ist,

Tabelle 4. Nachkommenschaften der Plasmonabänderungen.

	Zahl der Kreuzungen	Zahl der aufgezogenen Pflanzen	<i>Pall</i>
<i>transformatum</i> . . . . .	54	1736	0
<i>adaequatum</i> . . . . .	1075	12037	0
<i>diversivirescens</i> . . . . .	23	Eizellen	—
		letal	
<i>rhytidophyllum</i> . . . . .	578	11928	0
<i>irregulare, poliogramma</i> . . . . .	1649	16152	0
<i>vernicosum (cicatricosum)</i> . . . . .	94	1698	0
<i>vernicosum</i> . . . . .	467	6694	<i>Pall</i> <sup>1</sup>
<i>aemulum</i> . . . . .	81	2042	<i>Pall</i> <sup>1</sup>
<i>vernicosoides</i> . . . . .	35	24	0
<i>spodiophyllum</i> . . . . .	118	91	0
<i>stenophyllum</i> . . . . .	29	Eizellen-	0
		letal	
<i>melioratum</i> . . . . .	6	177	0

<sup>1</sup> Siehe Tabelle 5.

Tabelle 5. Nachkommenschaften der *vernicosum*-Plasmonabänderungen.

	Zahl der Kreuzungen	Samen je Frucht	Keimprozent	Zahl der aufgezogenen Pflanzen	<i>Pall</i> %
<i>vernicosum</i> -Klon E <sub>3</sub>					
× <i>parviflorum</i> Tübingen ♂ . . . . .	12	24,5	5,8	17	0
× <i>hirsutum</i> Essen ♂ . . . . .	6	50,0	56,0	168	8,3
München ♂ . . . . .	54	20,7	39,8	472	4,9
Jena ♂ . . . . .	33	34,6	52,5	599	16,0
Coimbra ♂ . . . . .	95	13,7	38,0	400	16,3
× <i>luteum</i> . . . . .	86	0,7	41,0	25	4,0
20 weitere <i>vernicosum</i> -Pflanzen					
× <i>hirsutum</i> -Rassen . . . . .	181	60,2	61,4	4952	6 Pflanzen mit <i>Pall</i>
<i>aemulum</i> -Pflanzen aus E <sub>3</sub>					
× <i>hirsutum</i> . . . . .	32	10,2	42,8	145	4,1
7 weitere <i>aemulum</i> -Pflanzen					
× <i>hirsutum</i> -Rassen . . . . .	49	68,4	60,3	1897	0

## B. Die Vererbung des *pallidovariabile*-Merkmales.

Da alle *pallidov.*-Pflanzen, die unter den *vernicosum*-Nachkommen gefunden wurden, pollensteril waren oder sehr schlechten Pollen besaßen, wurden 8 deutliche *pallidov.*-Pflanzen erneut mit der ehemaligen Mutter *hirsutum* Essen und mit anderen *hirsutum*-Rassen gekreuzt. In den einzelnen Kombinationen schwankten die Prozentsätze von *pallidov.*-Pflanzen zwischen 4,0 und 36,4%. Die Durch-

schnittswerte gibt Tabelle 6. Unter diesen Rückkreuzungspflanzen wurden einige vollfertile *pallidov.*-Pflanzen gefunden, mit denen nun die entscheidenden Kreuzungen durchgeführt werden konnten.

Tabelle 6. Kreuzungen von 8 *pallidov.*-Pflanzen mit *hirsutum*-Sippen.

Kreuzungen	Samen je Frucht	Keimung %	Pflanzen	Pall %
25	50,1	46,6	584	18,7

### 1. Reziproke Kreuzungen.

Da *pallidov.*-Pflanzen unter den Nachkommen einer Plasmonabänderung gefunden wurden und die oben erwähnten Kreuzungsergebnisse sowohl durch mütterliche nicht mendelnde Vererbung wie durch ein dominantes, labiles Kerngen erklärt werden konnten, wurden zur Entscheidung zwischen diesen beiden Möglichkeiten blütenreziproke Kreuzungen zwischen vollfertilen *pallidov.*-Pflanzen und verschiedenen Plasmonabänderungen (Tabelle 7) und späterhin auch reziproke Kreuzungen mit 10 verschiedenen *hirsutum*-Rassen durchgeführt. Die Ergebnisse fielen in den einzelnen Kreuzungen sehr verschieden aus.

Tabelle 7. Blütenreziproke Kreuzungen zwischen *Pall* und Plasmonabänderungen.

	Pflanzen- zahl	Pall %	Plasmotyp %
<i>Pall</i> ♀ × <i>irregulare</i> ♂ . . . . .	142	14,1	0
<i>irregulare</i> ♀ × <i>Pall</i> ♂ . . . . .	102	0	97,3 <i>irreg.</i>
<i>Pall</i> plasmatisch gestaucht ♀ × <i>adaequatum</i> ♂	210	9	11,4 gestaucht
<i>adaequatum</i> ♀ × <i>Pall</i> plasmatisch gestaucht ♂	131	16,8	0
<i>Pall</i> ♀ × <i>rhytidophyllum</i> ♂ . . . . .	111	18,9	0
<i>rhytidophyllum</i> ♀ × <i>Pall</i> ♂ . . . . .	112	19,8	42,3 <i>rhytidoph.</i>

Bei der reziproken Kreuzung von *pallidov.*-Pflanzen mit *irregulare* entspricht der Erbgang *beider* Typen völlig dem einer mütterlichen, plasmatischen Vererbung. Bei Kreuzung mit  $\pm$  normal wachsenden Plasmonabänderungen, ebenso bei reziproker Kreuzung mit den *hirsutum*-Sippen (Abb. 1a) wird *Pall* aber durch Vater und Mutter in gleicher Weise übertragen. *Pallidovariabile* ist also durch einen dominanten Locus in den Chromosomen des Kernes bedingt. Die reziproken Unterschiede, die bei Kreuzungen mit gestörten Plasmotypen entstehen, müssen durch eine indirekte Einwirkung des Plasmotyps auf Lebensfähigkeit oder Manifestation der *Pall*-Genotypen zustande kommen.

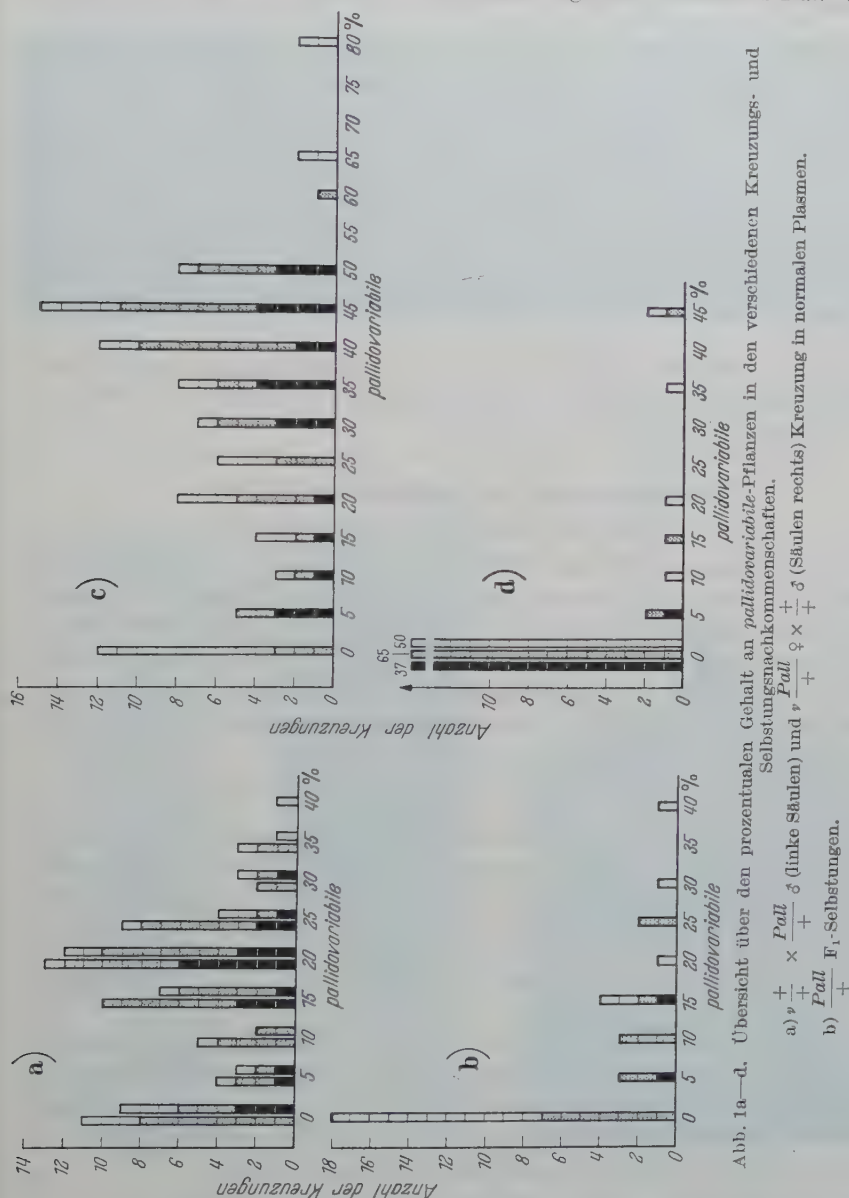
### 2. Selbstungen.

Um solche indirekte Einflüsse des Plasmons zu eliminieren, wurde der *Pall*-Locus in normale Plasmen eingelagert. In der Kreuzung  $v^1 \frac{+}{+} \times \varphi \frac{Pall}{+} \sigma$  können unter der Nachkommenschaft keine plasmoninduzierten Störungen der Manifestation, in der Kreuzung  $v \frac{+}{+} \times \left( v \frac{+}{+} \varphi \times \varphi \frac{Pall}{+} \sigma \right) \sigma$  kann auch keine plasmonabhängige Gonenelimination mehr vorkommen. Die Ergebnisse der durch-

<sup>1</sup> Normales Plasma = *v* und *vernicosum*-Plasma =  $\varphi$ .

geführten Kreuzungen und Selbstungen heterozygoter *Pall*-Pflanzen sind zu Abb. 1 zusammengefaßt.

Die Deutung der Zahlen ist wegen der hohen Rate der Rückmutation und der zufälligen, meistens nicht erkennbaren Lage der Blüten auf *Pall*- oder rück-



mutierten Sektoren, weiterhin wegen der wechselnden Expressivität des *Pall*-Locus in verschiedenen Genotypen und wegen des relativ hohen Ausfalles bei Ansatz und Keimung nicht völlig eindeutig. Die im Vergleich zu den  $\frac{+}{+} \times \frac{Pall}{+}$ -Kreuzungen verhältnismäßig geringen Prozentsätze von *pallidov.*-Pflanzen bei der



F<sub>1</sub>-Selbstung ließen den Verdacht aufkommen, daß  $\frac{Pall}{Pall}$ -Pflanzen nicht lebensfähig seien. Die hohen Werte der F<sub>2</sub>-Selbstungen machen aber diese Deutung nicht wahrscheinlich, um so mehr als unter den Selbstungen im Gegensatz zu den  $\frac{+}{+} \times \frac{Pall}{+}$ -Kreuzungen bleiche Pflanzen vorkommen, bei denen die Keimpflanzen auffallend wenig grüne Tupfen und Sektoren zeigen und bei denen auch späterhin noch die durchschnittliche Fleckenzahl und Fleckengröße reduziert ist. Vermutlich handelt es sich hier um die homozygoten *pallidov.*-Pflanzen, die wegen des Chlorophyllmangels zwar eine höhere Anfälligkeit besitzen, aber nach genügender Rückmutation doch noch lebensfähig bleiben.

Unter 160 Selbstungen normal grüner F<sub>1</sub>-Pflanzen enthielten 8 Selbstungen noch *pallidov.*-Pflanzen. In diesen Fällen dürften die grünen Pflanzen noch den *Pall*-Locus enthalten haben, ohne daß er sich hier manifestierte. Es wird noch zu erwähnen sein, daß die Manifestation des *Pall*-Locus von zahlreichen Genen beeinflußt wird.

*Das pallidovariabile-Merkmal dürfte also auf einem dominanten, labilen Locus Pall beruhen, dessen Manifestation in hohem Maße von Genotypus und Plasmotypus der Pflanzen abhängig ist.*

### C. Die Manifestation von *pallidovariabile*.

#### 1. Das *pallidovariabile*-Merkmal.

*Pall* ist am besten an den mehrblättrigen Keimpflanzen zu erkennen. Die Blattfarbe ist in mehr oder minder starkem Ausmaße aufgehellt, im Extrem sind die Pflanzen elfenbeinfarbig oder weißlich. Auf diesem hellen Grunde heben sich scharf konturierte Punkte, Flecken und Areale ab, die, falls sie an der Oberfläche der Gewebe liegen, die normale, grüne Blattfarbe besitzen (Abb. 2 und 5). Greifen die grünen, durch Rückmutation entstandenen Areale auf die Vegetationspunkte über, so entstehen rein grüne Sprosse (Abb. 3).

Sehr selten kommen an  $\frac{Pall}{+}$ -Pflanzen auch Sektoren vor, auf denen die grünen Tupfen seltener sind. In diesen Sektoren ist das Blattgewebe heller und dünner, und es bleibt im Wachstum etwas zurück (Abb. 2 erste Pflanze, rechte Blatthälfte des linken unteren Blattes). Diese Gewebeteile gleichen den vermutlich homozygoten  $\frac{Pall}{Pall}$ -Pflanzen der Selbstungen (Mutationen, Konversionen, somatisches Crossover?). Leider wurden alle diese Sektoren eliminiert, bevor eine genetische Prüfung erfolgen konnte.

Die durch Rückmutation entstandenen grünen Pflanzenteile gleichen den normalen Pflanzen in hohem Maße. Nur bei genauer Durchsicht findet man an ihnen gelegentlich kleine weiße Spritzer, die jedoch nie größer als 1—2 mm werden. Es muß offen bleiben, ob hier neue Mutationen oder Entwicklungsstörungen anderer Art vorliegen. Solche Spritzer fehlen normalen Pflanzen.

#### 2. Die phänotypische Veränderlichkeit der *pallidovariabile*-Pflanzen.

Mit dem Austreiben der Keimlingsrosetten im Mai ergrünt das bleiche Gewebe der *pallidov.*-Pflanzen in immer stärkerem Ausmaße. Zur Blütezeit ist *Pall* meistens nicht mehr zu erkennen, so daß nicht festzustellen ist, ob Kreuzungen

auf *Pall*- oder rückmutierten Sektoren durchgeführt werden. Nur ausnahmsweise sind noch einige der deutlichsten *pallidov.*-Pflanzen an einer schwachen Aufhellung der Blätter zu erkennen (Abb. 3 und 5). An den Überwinterungsrosetten



Abb. 2. *Pallidovariabile*-Pflanzen.

Links 2  $\frac{Pall}{+}$ -Pflanzen nach Einkreuzung von *Pall* in die *hirsutum*-Sippe I mit größeren  $\frac{+}{+}$ -Arealen, an der 1. Pflanze links unten vielleicht ein  $\frac{Pall}{Pall}$ -Sektor neben einem  $\frac{+}{+}$ -Sektor. 3. Pflanze:  $\frac{Pall}{Pall}$  in der hellgrünen *hirsutum*-Sippe *Kew albiflorum*, 4. Pflanze: Schlecht erkennbare  $\frac{Pall}{+}$ -Pflanze mit sehr schwacher Aufhellung (Einkreuzung in die *hirsutum*-Sippe Coimbra).

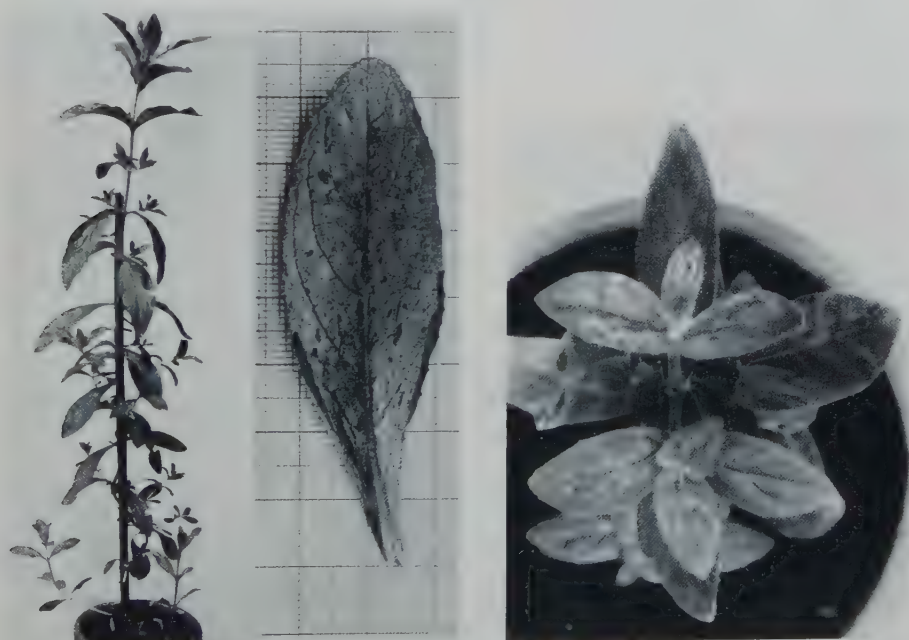


Abb. 3. Zwei der extremsten *pallidovariabile*-Pflanzen im Sommer. Links eine Pflanze der *vernicosum*  $\times$  *hirsutum*-Jena-Kreuzung und eines ihrer Blätter. Rechts  $\frac{Pall}{+}$  nach Einkreuzung in *hirsutum* Attika. Untere Hälfte der Pflanze rückmutiert.

ist *Pall* wieder etwas besser ausgeprägt, ohne aber so deutlich zu werden wie an den Keimpflanzen. Diese Schwankungen der Expressivität sind aber nicht an bestimmte Entwicklungsphasen gebunden, sondern mehr durch die Umweltfaktoren bedingt, die ihrerseits den Entwicklungsrhythmus bestimmen. Unter

den Nachkommen der Kreuzung *vernicosum*  $\times$  *hirs.* Jena befanden sich einige *pallidov.*-Pflanzen, die auch während des Sommers im Rosettenstadium verblieben. Trotzdem verschwand an diesen Rosetten das *pallidov.*-Merkmal im Mai.

### 3. Genische Beeinflussung des *pallidovariabile*-Merkmals.

Da *Pall* in der Nachkommenschaft des *Ep.-hirsutum-parviflorum*-Bastardes gefunden wurde, ist es nicht überraschend, daß der Aufhellungsgrad bei den einzelnen *pallidov.*-Pflanzen sehr verschieden ist. Zwischen den in Abb. 2 und 5 abgebildeten extrem aufgehellten Pflanzen und *pallidov.*-Pflanzen, die kaum noch zu erkennen sind (Abb. 2 rechts) gibt es alle Übergänge. Die Tatsache, daß 5% der geselbsteten grünen Pflanzen doch *pallidov.*-Nachkommenschaften ergaben (Abb. 1d), zeigt, daß in Einzelfällen *Pall* wohl vorhanden, aber nicht zu erkennen ist. Bei Einkreuzung von *Pall* in *hirs.* Coimbra ist die Aufhellung im Durchschnitt schwächer als bei Kreuzung mit anderen *hirsutum*-Sippen. Bei Kreuzungen mit *Epil. luteum* ist *Pall* nur mit Mühe an wenigen Pflanzen zu erkennen (Tabelle 5). Es ist nicht genau untersucht worden, wieviele Gene an diesen Manifestationsschwankungen beteiligt sind, doch scheinen zahlreiche Gene Einfluß zu nehmen.

Bei einzelnen Genotypen wird auch das phänotypische Verhalten von *Pall* verändert. Während bei den typischen *pallidov.*-Pflanzen die Aufhellung während der Blühphase verschwindet und an den Rosetten wieder sichtbar wird, bleibt sie bei anderen unabhängig vom ursprünglichen Ausprägungsgrad endgültig verschwunden. Diese Pflanzen besitzen dann im Winter des 2. Jahres einen etwas erhöhten Anthocyangehalt und haben etwas heller grüne Blätter, an denen aber weder normalgrüne noch ausbleichende Areale zu finden sind. Da die Nachkommenschaften solcher Pflanzen wieder *Pall* in den üblichen Mengenverhältnissen enthalten, so können keine Rückmutationen, sondern nur Manifestationsänderungen vorliegen. Auch hier liegen komplizierte Aufspaltungen vor.

### 4. *Pallidovariabile* in verschiedenen Plasmotypen.

Zur Erkennung der Wechselwirkungen zwischen *Pall* und den verschiedenen Plasmotypen sind 2 Wege gegeben. Einmal läßt sich *Pall* durch Kreuzung in verschiedene Plasmotypen einlagern (vgl. Tabelle 7). Andererseits treten sowohl in der vegetativen Stecklingsdeszendenz wie unter den generativen Nachkommen von *vernicosum* infolge Plasmaentmischung (MICHAELIS 1949 b, 1953) an einzelnen Pflanzen Sektoren mit verschiedenen Plasmotypen auf. An diesen Chimären können die Sektoren mit verschiedenen Plasmotypen mit Sektoren von *Pall* und rückmutiertem Gewebe zusammentreffen, da Plasmaentmischung und Rückmutation von *Pall* zu normal voneinander unabhängig sind. Gelegentliche Durchdringung solcher Sektoren gibt die Möglichkeit, Wechselwirkungen zwischen Plasmotyp und *Pall*-Locus durch Vergleich der freien und der sich überschneidenden Sektorenteile zu erkennen.

Bei Kombination mit den normal wachsenden Plasmotypen *adaequatum* und *transformatum* manifestiert sich *Pall* in der beschriebenen typischen Weise, und die Kreuzungen mit diesen Plasmotypen enthalten in beiden Kreuzungsrichtungen gleich viele und gleichartige *pallidov.*-Pflanzen.



Ein Ähnliches gilt von der Plasmonabänderung *rhytidiophyllum* (vgl. Tabelle 7), deren Wachstum nur ausnahmsweise stärker gestört ist. In solchen extremen Fällen kann allerdings das Blattwachstum in so auffälliger Weise verändert werden, daß *Pall* kaum mehr zu erkennen ist (Abb. 4a).

Bei Kreuzungen zwischen *Pall* und dem Plasmotyp *irregulare* fehlen die zu erwartenden *pallidov.*-Pflanzen im *irregulare*-Plasma vollkommen (Tabelle 7), ohne daß in diesen Kreuzungen der Grund dieses Ausfalles zu erkennen wäre. Hier gibt die Sektorenbildung unter den *vernicosum*-Nachkommen Aufschluß. Es wurden 3 Fälle beobachtet, an denen sich *irregulare*- und *Pall*-Sektoren über-

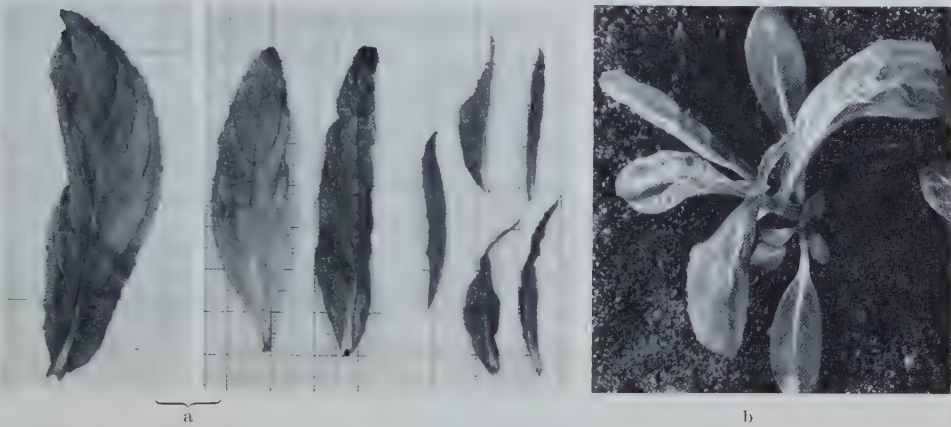


Abb. 4a u. b. a Links typisches *rhytidiophyllum*-Blatt ohne *Pall*, rechts Blätter einer Pflanze, die gleichzeitig stark *rhytidiophyllum* ist und den  $\frac{Pall}{+}$ -Locus enthält. In der Mitte Blätter der Rosetten-nähe, rechts Blätter des Blühsprosses. b Pflanze mit sich überschneidenden *irregulare*- und *pallidovariabile*-Sektoren (vgl. Text).

lagerten. Abb. 4b gibt eine dieser Pflanzen wieder. Diese Pflanze hat in einem Sektor links unten *irregulare* ganz oder teilweise verloren und ist in diesem Sektor zu *adaequatum* geworden. In diesem Sektor befindet sich links gleichzeitig ein deutliches *pallidov.*-Blatt mit einem größeren rückmutierten Areal an der Blattspitze. Dieser *pallidov.*-Sektor greift noch auf die eine Hälfte des links oben stehenden *irregulare*-Blattes über. Hier läßt sich gerade noch erkennen, daß sich diese Blatthälfte nicht ausdifferenziert und zu einem weißen, knorpeligen Streifen reduziert wird, wie er auch sonst auf *irregulare*-Blättern häufig ist. Nach solchen Befunden kann man wohl annehmen, daß in der Kreuzung *irregulare* ♀ × *Pall* ♂ das *pallidov.*-Gewebe entweder vor der Ausdifferenzierung ausfällt bzw. daß die  $\frac{Pall}{+}$ -Pflanzen mit *irregulare*-Plasma überhaupt nicht mehr zur Keimung kommen.

In der Plasmonabänderung *vernicosum* manifestiert sich *Pall* zum mindesten im heterozygoten Zustand nicht. Obwohl der *vernicosum*-Klon E<sub>3</sub> nachweislich den dominanten Locus *Pall* enthält, ist *Pall* hier nicht zu erkennen. Es ist jedoch nicht sicher, ob hier eine reine Plasmonwirkung vorliegt. Aus dem Klon E<sub>3</sub> ist 9mal *adaequatum* entstanden. Diese *adaequata* ließen aber keinerlei Andeutungen des *pallidov.*-Merkmales erkennen, obwohl in diesen *adaequatum*-Trieben sich *Pall* hätte manifestieren müssen. Leider sind nur die *adaequata* aus anderen

Abänderungen, nicht aber die *adaequata* aus dem *vernicosum*-Klon  $E_3$  genetisch untersucht worden. Es läßt sich also nicht entscheiden, ob die genische Zusammensetzung des *hirsutum*  $\times$  *parviflorum*- $F_1$ -Bastardes die Manifestation von *Pall* erschwerte oder ob *adaequatum* nur aus *vernicosum*-Gewebe entstand, in dem *Pall* schon zu normal rückmutiert war.

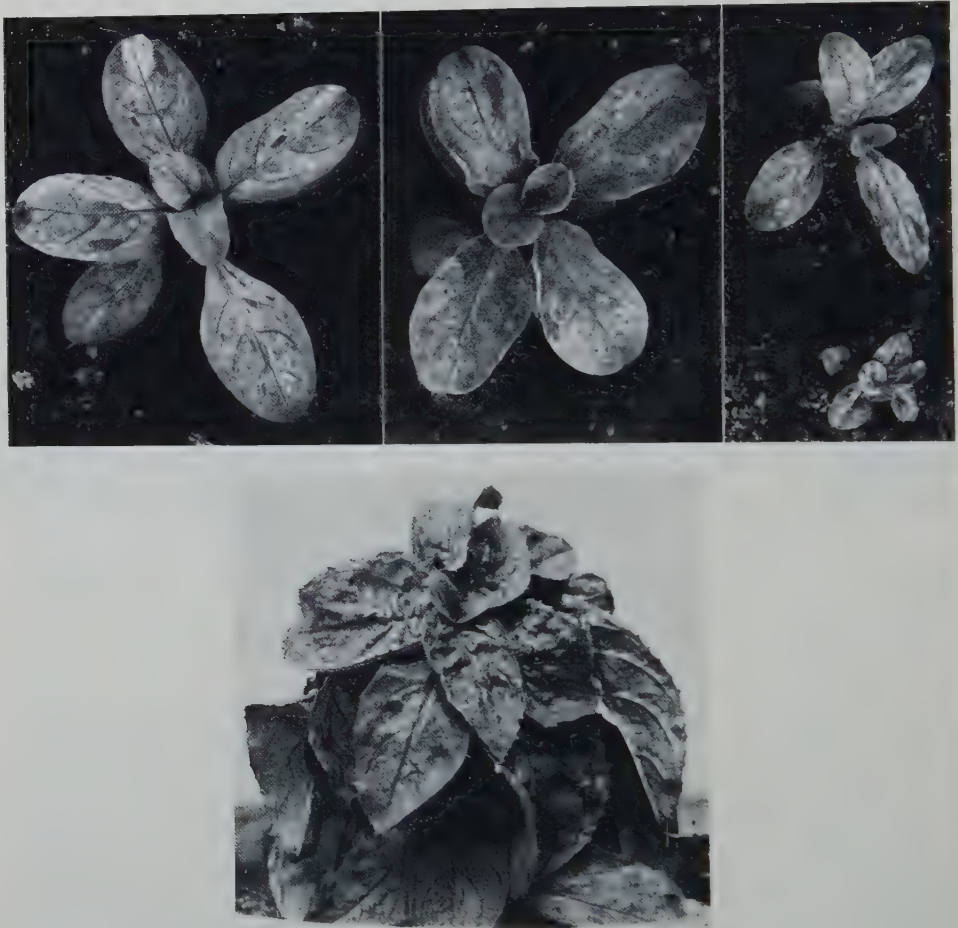


Abb. 5. *Pallidovariabile* an plasmonisch gestauchten Pflanzen. 1. Pflanze: typische *pallidov.*-Pflanze aus der Kreuzung *vernicosum*  $E_3 \times$  *hirs.* Jena. 2. Pflanze: schwach gestauchte, melierte *pallidov.*-Pflanze derselben Kreuzung. Ganz rechts: 2 extrem gestörte *pallidov.*-Pflanzen der Kreuzung *vernicosum*  $E_3 \times$  *hirs.* Coimbra. Unten: die am besten zu erkennende, gestauchte *pallidov.*-Pflanze (Kreuzung: *vernicosum*  $E_3 \times$  *hirs.* München).

Für die Nachkommenschaft von *vernicosum* sind zahlreiche *gestauchte* Plasmotypen kennzeichnend, wobei der Stauchungsgrad von zahlreichen verschiedenen Genen abhängig ist. Mit dem Stauchungsgrad wandelt sich die Blattstruktur, und damit wandeln sich auch die Manifestationsmöglichkeiten von *Pall*. An schwach gestauchten Pflanzen, deren Blätter eine feine Punktierung (Melierung) besitzen, verschwimmen bei den *pallidov.*-Pflanzen die Konturen der rückmutierten Areale (Abb. 5). Da an stärker gestauchten Pflanzen die Grünfärbung

der Blätter zunimmt, nimmt an den stärker gestauchten *pallidov.*-Pflanzen auch der Aufhellungsgrad ab.

An den am stärksten gestauchten Pflanzen entstehen schließlich im Gefolge grober Entwicklungsstörungen Gewebelücken, die eine unregelmäßige Weißfleckung bedingen und die Erkennung von *Pall* weiterhin sehr erschweren (Abb.5). Unter diesen Bedingungen ist es nicht erstaunlich, daß bei reziproken Kreuzungen, bei denen eine der beiden Kombinationen gestauchte Pflanzen enthält, in dieser Kombination zu wenig *pallidov.*-Pflanzen ausgezählt werden (Tabelle 7). Anzeichen dafür, daß *pallidov.*-Gewebe an gestauchten Pflanzen stärker gestört wird und dadurch *Pall* eliminiert wird, sind nicht gegeben.

Diese Beobachtungen geben ein weiteres eindrucksvolles Beispiel dafür, daß die Manifestation und die Weitergabe eines bestimmten chromosomalen Faktors in hohem Maße auch vom plasmatischen Erbgut bestimmt wird. Sie zeigen weiterhin, daß es prinzipiell falsch ist, ein Merkmal auf Grund seines mütterlichen oder seines mendelnden Erbganges dem plasmatischen oder dem chromosomalen Erbgut zuordnen zu wollen. Die erkennbaren Eigenschaften sind fast immer das Produkt des gesamten genetischen Systems. Die reziproken Unterschiede z. B. der irreguläre  $\times$  *pallidovariabile*-Kreuzung zeigen wie bei anderen reziprok verschiedenen Kreuzungen nur, daß sich in der Versuchsanordnung Unterschiede der extrachromosomalen Systemkomponenten zu erkennen geben, ohne daß die reziprok verschiedenen Merkmale direkt im Plasmon lokalisiert sein müßten. Die weitere Analyse ergab einen Einblick in die kausalen Zusammenhänge zwischen plasmatischen und nukleären Systemkomponenten, zu denen sich schließlich noch der Einfluß der Umwelt gesellen muß, damit das *pallidovariabile*-Merkmal entsteht.

#### D. Die Entstehung des *Pallidovariabile*-Faktors.

Nach den bisher geschilderten Versuchen muß der labile Zustand *Pall* entweder in dem *vernicosum*-Klon  $E_3$  oder kurz vor der Bildung der Geschlechtszellen entstanden sein, die sich zu der Zygote  $E_3$  vereinigten. In den elterlichen Klonen war *Pall* nicht allgemein vorhanden. Die Mutation zu *Pall* könnte nach den bisher geschilderten Versuchsergebnissen ein völlig zufälliges Ereignis gewesen sein.

Neue, unerwartete Ergebnisse brachten Versuche des Jahres 1947, die der Aufklärung der Entstehung von Plasmonabänderungen dienen sollten. In diesem

Tabelle 8. Kreuzungen auf modifikativ enthemmten *Ep.-hirsutum*-Essen ♀  $\times$  *parviflorum*-Tübingen ♂-Bastard-Pflanzen.

Zahl der Bastardpflanzen	Zahl der Kreuzungen	Anzahl der Kreuzungsnachkommen	Nicht gestörte Pflanzen
79	197	1307	1000

Jahre wurden zahlreiche der gehemmtten *Ep.-hirsutum*-Essen ♀  $\times$  *parviflorum*-Tübingen ♂-Bastarde unter verschiedenen Ernährungsbedingungen aufgezogen. Die Anzucht mußte unter den sehr ungünstigen Verhältnissen der Nachkriegsjahre ohne Gewächshaus erfolgen, und der abnorme Kälteeinbruch des Spät winters 1947 traf die Aussaaten ohne Schutz. Eine Folge dieser abnormen



Bedingungen war eine starke modifikative Enthemmung der Zwergbastarde, die besonders in einem stärker beschatteten Teile des Anzuchtgeländes bis zu 30 cm hoch wurden und ausnahmsweise Blüten bildeten. Diese günstige Gelegenheit wurde benützt, und auf allen blühenden Pflanzen wurden zahlreiche Kreuzungen durchgeführt (Tabelle 8). *Unter keiner der zahlreichen Kreuzungen auf dem Ep.-hirs.-Essen ♀ × parv.-Tübingen ♂-Bastard waren pallidov.-Pflanzen enthalten, obwohl ein großer Teil der Nachkommen sich ohne Störungen entwickelte, Pall sich also hätte manifestieren können. Nur unter 12 Kreuzungen mit Pollen von pallidovariabile-Pflanzen waren erwartungsgemäß pallidov.-Pflanzen vorhanden.*

Die Elternpflanzen dieser Kreuzungen wurden überwintert. Im Frühjahr entstanden an ihnen in üblicher Weise Triebe mit abgeändertem plasmatischem Erbgut, wobei an einzelnen Pflanzen mehrere verschiedenartig abgeänderte Triebe entstanden. Auf 84 Trieben von insgesamt 50 Pflanzen wurden aus verschiedenen Gründen ein 2. Mal Kreuzungen durchgeführt. Es zeigte sich, daß Pflanzen, die im vorhergehenden Jahre kein *Pall* enthielten, nun *pallidov.*-Nachkommen gaben. Die Zahlen sind in Tabelle 9 wiedergegeben.

*Pallidovariabile tritt also gehäuft unter den Nachkommen einzelner vernicosum-Blüten auf und muß 5mal in 6 verschiedenen Pflanzen entstanden sein. Allein die Tatsache, daß pallidov.-Pflanzen nur in der Nachkommenschaft einzelner Blüten der Pflanzen vorkommen, zeigt, daß der labile Zustand verhältnismäßig*

Tabelle 9. Kreuzungen auf den Plasmonabänderungen der *Ep.-hirsutum*-Essen ♀ × *parviflorum* Tübingen ♂-Bastarde.

Zahl der untersuchten Bastardpflanzen	Zahl der untersuchten abgeänderten Stecklinge	Zahl der untersuchten Blüten	Zahl der F <sub>1</sub> -Pflanzen	<i>Pall</i> %
24 <i>irregulare</i> . . . .	34	107	3219	0
6 <i>cicatricosum</i> . . . .	14	58	1698	0
Von <i>vernicosum</i> wurden vermehrt:				
Pflanze Nr. 19/3 Stecklinge	a <i>irregulare</i> . .	3	134	0
	b <i>cicatricosum</i> .	9	124	0
	c <i>adaequatum</i> .	1	10	0
	d <i>vernicosum</i> .	1	35	8,7
Pflanze Nr. 1/15 Stecklinge	a <i>adaequatum</i> .	5	166	0
	b <i>vernicosum</i> .	2	70	0
	c <i>vernicosum</i> .	2	80	0
		1	23	8,7
Pflanze Nr. 44/18 Stecklinge	a <i>vernicosum</i> .	27	915	0
		1	47	2,1
	b <i>vernicosum</i> .	17	329	0
		1	55	20
	c <i>vernicosum</i> .	2	90	0
	d <i>vernicosum</i> .	6	185	0
	e <i>vernicosum</i> .	1	43	0
	f <i>vernicosum</i> .	1	63	0
Pflanze Nr. 20/3 Stecklinge	a <i>vernicosum</i> .	12	515	0
	b <i>vernicosum</i> .	2	60	0
	c <i>vernicosum</i> .	8	336	0
		1	16	12,5
	d <i>vernicosum</i> .	4	71	0
		1	5	40,5
Pflanze Nr. 48/21 Stecklinge	a <i>vernicosum</i> .	3	137	0
		1	44	36,4
Pflanze Nr. 28/18 Stecklinge	a <i>vernicosum</i> .	7	241	0
		1	15	6,6
Insgesamt 6 <i>vernicosum</i> -Pfl. mit 19 Stecklingen		120	3809	1,1
14 weitere Pfl. mit 14 Stecklingen		61	1143	0

spät nach Entstehung der Plasmonabänderung und vor Anlage des Blütenstandes entstanden ist. Damit steht in Einklang, daß *Pall* an denselben Pflanzen vor Entstehung der Abänderungen noch nicht nachweisbar war. Berücksichtigt man, daß *Pall* nie an dem nicht abgeänderten Bastard, auch nicht an der reziproken Kreuzung und den Eltern des Bastardes (Tabelle 1 und 2) aufgetreten ist, so muß man einen Zusammenhang zwischen der Entstehung des *Pall*-Faktors und den Plasmonabänderungen annehmen. Die Tatsache, daß bisher *pallidov.*-Pflanzen nur in der Nachkommenschaft der Plasmonabänderung *vernicosum* auftreten, macht es sogar wahrscheinlich, daß nur im Plasma von *vernicosum* die Mutation zu *Pall* begünstigt wird. Dieser Schluß ist jedoch nicht völlig zwingend. Es ist möglich, daß zum mindesten auch bei *irregulare* das *Pall*-Allel entstanden, hier aber sofort wieder eliminiert wurde. In den Plasmonabänderungen *transformatum*, *adaequatum* und *rhytidiophyllum* sind aber die Erhaltungsfähigkeit und die Manifestationsmöglichkeiten für *Pall* so günstig, daß hier unter den zahlreichen Kreuzungsnachkommenschaften (Tabelle 4 und 9) *pallidov.*-Pflanzen hätten erwartet werden können. Alle diese Plasmonabänderungen besitzen den gleichen Genbestand und unterscheiden sich nur in ihrem plasmatischen Erbgut untereinander und von *vernicosum*. *Es muß also im Gefolge bestimmter Plasmonabänderungen in den Zellen ein physiologischer Zustand entstehen, der die Mutation  $Pall' \rightarrow Pall$  begünstigt.* STUBBE (1935) konnte durch vergleichende Untersuchungen von *Epilobium-hirsutum*-Pflanzen mit arteigenem und mit *Ep.-luteum*-Plasma (MICHAELIS 1933) feststellen, daß im artfremden Plasma die Mutabilität um ein Geringes erhöht ist. Diese Beobachtung wird nun für einen bestimmten Locus und für eine spezielle Plasmonkombination bestätigt. Auf Grund des vorhandenen Beobachtungsmateriales läßt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, ob Automutabilität oder Konversion (vgl. RENNER 1938, HAUSTEIN 1951) eines Genes oder ob chromosomale Störungen (vgl. GOLDSCHMIDT 1951, McCLINTOCK 1951) vorliegen.

Im Gegensatz zu der Feststellung, daß die Mutation von *Pall* zu *Pall* durch das Plasmon begünstigt wird, ließ sich keine Beziehung zwischen dem plasmatischen Erbgut und der Rückmutation des *Pall*-Locus zu *Pall* feststellen. In den  $F_1$ -Kreuzungen zwischen *Pall*-Pflanzen und 10 verschiedenen *hirsutum*-Sippen, ebenso bei Kreuzungen mit anderen Plasmonabänderungen, bei denen stets die beiden reziproken Kreuzungen sehr verschiedenes plasmatisches Erbgut besitzen, sind die durch Rückmutation entstandenen grünen Flecken gleich häufig und im Durchschnitt auch gleich groß. Ausführliche Auszählungen und Messungen gaben keine gesicherten Unterschiede. *Es wird also nur die Häufigkeit der Mutation  $Pall' \rightarrow Pall$ , nicht aber der umgekehrte Mutationsschritt von den untersuchten Plasmen beeinflußt.*

#### *Zusammenfassung.*

Es wird ein dominanter labiler Faktor *Pallidovariabile* (*Pall*) beschrieben. Die Mutation *Pall' \rightarrow Pall* erfolgt bevorzugt in bestimmten Plasmonabänderungen, während die Rückmutation vom Plasmon unabhängig ist. Die Manifestation von *Pall* ist in hohem Maße von Umweltsbedingungen, von Genotyp und Plasmotyp abhängig. In einzelnen Plasmotypen ist *Pall* nicht zu erkennen, in anderen ist *pallidovariabile*-Gewebe nicht lebensfähig. Auf solche Weise wird in einzelnen Kreuzungen eine mütterliche Vererbung von *Pall* vorgetäuscht.

## Literatur.

BRÜCHER, H.: Die reziprok verschiedenen Art- und Rassenbastarde von *Epilobium* und ihre Ursachen. III. Plasmon- und Genomwirkung bei *Epilobium adenocaulon*-Kreuzungen. Jb. wiss. Bot. **91**, 331—351 (1943). — CORRENS, C.: Vererbungsversuche mit buntblättrigen Sippen. I. *Capsella Bursa pastoris albovariabilis* und *chlorina*. Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin **34**, 585—610 (1919). — GOLDSCHMIDT, R.: Chromosomes and Genes. Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol. **16**, 1—10 (1951). — HAUSTEIN, E.: Die Erbllichkeit des *cruciata*-Merkmals bei den *Oenotheren*. Biol. Zbl. **70**, 481—516 (1951). — LEHMANN, E.: Zur Genetik der Entwicklung in der Gattung *Epilobium*. Die Tübinger *hirsutum*-Biotypen. Jb. wiss. Bot. **89**, 637—686 (1941). — MCCLINTOCK, B.: Chromosome organization and genic expression. Cold Spring Harbor. Symp. Quant. Biol. **16**, 13—47 (1951). — MICHAELIS, P.: Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. II. Die Bedeutung des Plasmas für die Pollenfertilität des *Epilobium luteum-hirsutum*-Bastardes. Z. Vererbungslehre **65**, 1—71, 373—411 (1933). — Über Plasmon-induzierte Genlabilität. Naturwiss. **36**, 220/221 (1949a). — Über Abänderungen des plasmatischen Erbgutes. Z. Vererbungslehre **83**, 36—85 (1949b). — Plasmic inheritance in *Epilobium* and its theoretical significance. Adv. Genet. **1953**. — RENNER, O.: Über *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des *cruciata*-Merkmals der *Oenotheren*. Z. Vererbungslehre **74**, 91—124 (1938). — Beiträge zur Kenntnis des *cruciata*-Merkmals der *Oenotheren*. IV. *Gigas*-Bastarde, Labilität und Konversibilität der *Cr*-Gene. Z. Vererbungslehre **80**, 590—611 (1942). — STUBBE, H.: Über den Einfluß artfremden Plasmas auf die Konstanz der Gene. Z. Vererbungslehre **70**, 161—168 (1935).

Dr. P. MICHAELIS, Max Planck-Institut für Züchtungsforschung, Voldagsen.



Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg.

## BEMERKUNGEN ZUR PLANUNG UND STATISTISCHEN AUSWERTUNG ZYTOLOGISCHER VERSUCHE.

Von

PETER IHM.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 7. Januar 1953.)

1. *Einleitung.* Bei zytologischen Untersuchungen quantitativer Art interessiert uns die Frage, innerhalb welcher Grenzen eine erhobene Stichprobe repräsentativ für die Grundgesamtheit aller Individuen ist, die wir hinsichtlich des betreffenden Merkmales untersuchen können. Ermitteln wir z. B. die mittlere Größe eines bestimmten Merkmales, etwa die Zahl der chromosomalen und chromatidalen Brüche in Mitose oder Meiosis, so können wir auf Grund falscher Annahmen über die Verteilung des Merkmales den Fehler begehen, die Vertrauensgrenzen für den Mittelwert der Grundgesamtheit zu klein anzugeben, so daß wir rein zufällig auftretende Differenzen als statistisch gesichert betrachten; andererseits kann die Angabe zu großer Vertrauensgrenzen eine tatsächlich vorhandene Abweichung verwischen, so daß wir unser Ergebnis in umgekehrter Richtung falsch interpretieren. Es kann insbesondere eine große Zahl ausgewerteter Zellen eine große Genauigkeit vortäuschen, obwohl nur eine kleine Zahl von Pflanzen untersucht wurde und die mögliche Streuung zwischen diesen nicht ausreichend berücksichtigt wurde. Im folgenden sei daher versucht, in allgemeiner Form unter Berücksichtigung der Variabilität zwischen Knospen, Wurzeln, Pflanzen usw. durch Berechnen der Verteilung des betreffenden Merkmals und Untersuchung der sich ergebenden Prüfverteilungen mögliche Fehler auszuschalten und Methoden der Auswertung zu ermitteln, die den Fehler der gefundenen statistischen Maßzahlen zu einem Minimum machen.

In Abschnitt 2 werden die allgemeine Verteilung eines Merkmals abgeleitet und die ersten beiden Momente bestimmt. Abschnitt 3 befaßt sich mit dem besten arithmetischen Mittelwert und der Konvergenz seiner Varianz, Abschnitt 4 mit der Schätzung (*estimation*) der Varianzen. Im 5. Abschnitt wird die Verteilung der chromosomalen Brüche an einem Beispiel untersucht und in 6 die Anwendbarkeit des *t*-Testes besprochen.

2. *Verteilung und erste Momente des Merkmals  $\alpha$ .* Wir nehmen an, daß eine Menge von Pflanzen gegeben ist, in denen wir eine gewisse Anzahl von Zellen hinsichtlich eines bestimmten Merkmals untersuchen. Dabei kann an Stelle der Pflanze im Einzelfalle auch jede andere Einheit treten, doch sei der Einfachheit halber stets nur von ersteren die Rede. Ist  $\alpha_{ij}$  die Merkmalsgröße in der *j*-ten Zelle der *i*-ten Pflanze und  $n_i$  die Zahl der ausgewerteten Zellen in der *i*-ten Pflanze, so erhalten wir für die *i*-te Pflanze das arithmetische Mittel

$$x_i = \frac{1}{n_i} \sum_{j=1}^{n_i} \alpha_{ij}. \quad (2.1)$$

Die Verteilung von  $x$  hängt von Parametern  $\Theta_1, \Theta_2, \dots, \Theta_p$  ab und ist  $dF(x; n, \Theta_1, \Theta_2, \dots, \Theta_p)$ , kurz mit  $dF_1$ <sup>1</sup> bezeichnet. Wir betrachten zunächst  $\Theta$  als konstant und bezeichnen in diesem Falle Erwartungswert und Varianz von  $x$  mit

$$m(\Theta) = \int x dF_1, \quad (2.2)$$

$$\frac{\mu_2(\Theta)}{n} = \int x^2 dF_1 - m^2(\Theta). \quad (2.3)$$

Liegt eine Variabilität von  $m(\Theta)$  und  $\mu_2(\Theta)/n$  zwischen den Pflanzen vor, so sind die Parameter  $\Theta$ , von denen letztere abhängen, zufallsverteilte Größen. Haben diese die gemeinsame Verteilung  $dG$ , definiert für die Wertemengen der  $\Theta_1, \Theta_2, \dots, \Theta_p$ , so ist nun die Verteilung von  $x$  gegeben durch

$$dF_2 = \int dF_1 dG. \quad (2.4)$$

Die Größe  $m(\Theta)$  ist nun zufallsverteilt und hat den Erwartungswert

$$\int m(\Theta) dG = m, \quad (2.5)$$

sowie die Varianz

$$\int m^2(\Theta) dG - m^2 = v, \quad (2.6)$$

Wir erhalten dann nach (2.2) und (2.5) den *totalen* Erwartungswert von  $x$ ,

$$E(x) = \int \int x dF_1 dG = \int m(\Theta) dG = m, \quad (2.7)$$

und nach (2.3) und (2.6) für die *totale* Varianz von  $x$ :

$$\begin{aligned} \text{Var}(x) &= \int \int x^2 dF_1 dG - m^2 \\ &= \int \int (x^2 dF_1 - m^2(\Theta)) dG + \int m^2(\Theta) dG - m^2 \\ &= \int \frac{\mu_2(\Theta)}{n} dG + v \end{aligned}$$

oder

$$\text{Var}(x) = \frac{\mu}{n} + v, \quad (2.8)$$

wenn wir

$$\int \mu_2(\Theta) dG = \mu \quad (2.9)$$

setzen. Der Erwartungswert (2.7) von  $x$  ist bei zufallsverteilten Parametern  $\Theta_1, \Theta_2, \dots, \Theta_p$  also gleich dem Erwartungswert von  $m(\Theta)$  und die Varianz von  $x$  gleich dem Erwartungswert von (2.3) plus der Varianz  $v$  von  $m(\Theta)$ .

3. *Stichprobenmittelwerte.* Sind  $N$  Pflanzen gegeben und werden  $n_i$  Zellen in der  $i$ -ten Pflanze ausgewertet, so ist das gewogene arithmetische Mittel

$$\bar{x}' = \frac{\sum_{i=1}^N n_i x_i}{\sum_{i=1}^N n_i}, \quad (3.1)$$

das zu

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i, \quad (3.2)$$

<sup>1</sup> Das STIELTJES-Differential ist hier folgendermaßen definiert: Es sei für eine Häufigkeitsfunktion  $f(z)$  die Summenfunktion  $F(z)$  eine stetige oder unstetige monoton nicht fallende Funktion, bei der für stetiges  $F(z)$   $dF(z) = f(z) dz$  ist. Ist  $F(z)$  unstetig, so ist  $dF(z) = f(z)$  die Sprunghöhe an den Sprungstellen der Summenfunktion. Das STIELTJES-Integral ist für stetiges  $F(z)$   $\int dF(z) = \int f(z) dz$ , im anderen Falle ist  $\int dF(z) = \sum dF(z)$ . Für die Poisson-Verteilung ist  $F(0) = e^{-\Theta}$ ,  $F(1) = e^{-\Theta}(1 + \Theta)$ , ... und  $dF(0) = e^{-\Theta}$ ,  $dF(1) = \Theta e^{-\Theta}$  usw.

dem gewöhnlichen arithmetischen Mittel, wird, wenn die Zahl der je Pflanze ausgewerteten Zellen konstant ist. Ob wir (3.1) oder (3.2) verwenden, hängt davon ab, ob wir ungleiche oder gleiche Anzahlen von Zellen in den einzelnen Pflanzen auswerten. Ist etwa  $n_i$  die Zahl aller in der  $i$ -ten Pflanze auswertbaren Zellen und hängt die Größe von  $x_i$  von dieser ab, was wir uns mit der Abhängigkeit von  $n_i$  und  $x_i$  vom jeweiligen physiologischen Zustand der Pflanze erklären könnten, so werden die Erwartungswerte von  $\bar{x}'$  und  $\bar{x}$  verschieden sein. In der Tat ist  $\bar{x}'$  der Merkmalsmittelwert einer Stichprobe von Zellen, die sich zu ungleichen Anzahlen zufallsmäßig auf die einzelnen Pflanzen verteilen,  $\bar{x}$  aber der Mittelwert eingehen. Es ist *a priori* nicht möglich, einem der beiden Mittelwerte den Vorzug zu geben; haben wir also zwischen beiden eine Wahl zu treffen, so wird, entsprechend der gestellten Aufgabe, derjenige den Vorzug haben, der die kleinste Varianz hat.

Verallgemeinern wir (3.1) in der Weise, daß wir Gewichte  $p_i$  vorgeben, für die

$$\sum_{i=1}^N p_i = 1$$

ist, und definieren wir

$$\bar{x}'' = \sum_{i=1}^N p_i x_i \quad (3.3)$$

als das mit beliebigen Gewichten gewogene arithmetische Mittel, so verlangen wir, daß die Varianz von (3.3) zu einem Minimum wird. Es ist  $\text{Var}(px) = p^2 \text{Var}(x)$  und daher nach (2.8) unter Berücksichtigung der Unabhängigkeit der  $x_i$  voneinander

$$\text{Var}(\bar{x}'') = \mu \sum_{i=1}^N \frac{p_i^2}{n_i} + \nu \sum_{i=1}^N p_i^2. \quad (3.4)$$

Wir fordern:  $\text{Var}(\bar{x}'') = \text{Minimum}$  und erhalten für die Nebenbedingungen  $\sum p_i = 1$  und  $\sum n_i = \text{konstant}$  unschwer die Lösung

$$p_i = \frac{1}{N}$$

nebst

$$n_i = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N n_i = n.$$

Diese lassen (3.3) zum gewöhnlichen arithmetischen Mittel (3.2) werden, für dessen Varianz sich aus (3.4) dann

$$\text{Var}(\bar{x}) = \frac{1}{N} \left( \frac{\mu}{n} + \nu \right)$$

ergibt.

Wir sehen sofort folgendes: für  $N \rightarrow \infty$  strebt  $\text{Var}(\bar{x}) \rightarrow 0$  für jedes  $n$ ; für  $n \rightarrow \infty$  und endliches  $N$  strebt  $\text{Var}(\bar{x}) \rightarrow \nu/N$ . Dies zeigt, daß eine wirksame Verkleinerung der Varianz von  $\bar{x}$  nur eintritt, wenn die Zahl der Pflanzen groß gewählt wird.



4. *Berechnung der Varianzen.* Nachdem wir in 3 gesehen haben, daß  $\text{Var}(\bar{x})$  dann einen minimalen Wert annimmt, wenn die Zahl der ausgewerteten Zellen,  $n$ , in allen Pflanzen gleich ist, beschränken wir uns auf diesen Fall. Es ist bekannt, daß

$$Q = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} - \bar{x})^2 = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^n (\alpha_{ij} - x_i)^2 + N \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2$$

oder

$$Q = Q_1 + N Q_2 \quad (4.1)$$

ist. Bezeichnen wir für eine beliebige Funktion  $g(z)$  den Erwartungswert von  $g(z)$

$$\int g(z) dF(z)$$

bei festem  $\Theta$  mit  $e(g(z))$  und bei zufallsverteiletem  $\Theta$  mit  $E(g(z))$ , so erhalten wir nach (2.3),  $n=1$  setzend,

$$e\left(\sum_{j=1}^N (\alpha_{ij} - x_i)^2\right) = (n-1)\mu_2(\Theta) \quad (4.2)$$

(vergleiche hierzu beispielsweise KENDALL, 1951, § 17.9), und hieraus nach (2.9):

$$E(Q_1) = N(n-1)\mu \quad (4.3)$$

weiter nach (4.1) und (4.3)

$$E(Q) = N(n-1)\mu + N(N-1)\text{Var}(x), \quad (4.4)$$

wobei sich  $\text{Var}(x)$  aus (2.8) ergibt. Somit erhält man unverfälschte Schätzwerte (*unbiased estimates*) von  $\mu$  und  $\text{Var}(x)$ , nämlich

$$Q_1/N(n-1) \quad (4.5)$$

für  $\mu$ ,

$$Q_2/(N-1) = s^2 \quad (4.6)$$

für  $\text{Var}(x)$  und endlich

$$Q_2/(N-1) - Q_1/Nn(n-1) \quad (4.7)$$

für  $v$ . Diese Resultate sind für die Berechnung der Vertrauensgrenzen von  $m$  von Bedeutung (vgl. Abschnitt 6).

5. *Spezielle Verteilungen.* Das Problem der Verteilung des Endbindungs-ausfalles bei *Oenothera* hat noch keine befriedigende Lösung gefunden. Die Fragmentationen und Restitutions zeigen innerhalb einer Pflanze oft eine Poisson-Verteilung, insbesondere im Falle spontaner Brüche. Unterscheidet man nicht zwischen Zellen mit 0, 1, 2, . . . Brüchen, sondern nur zwischen  $(n-x)$  Zellen mit 0 Brüchen einerseits und  $x$  Zellen mit einem und mehr Brüchen, so erhält man innerhalb der Pflanzen entsprechend eine Binomialverteilung, die bei zwischen den Pflanzen variierendem Erwartungswert  $m(\Theta)$  in eine sog. LEXISCHE Verteilung übergeht. Die Schätzung von  $v$  wurde in diesem Falle von ROBERTSON (1951) untersucht. GLAESS (unveröffentlicht) fand bei *Vicia faba* bei stark wirkenden Agentien innerhalb der Pflanzen keine Poisson-Verteilung der Fragmentationen und eine sehr starke Variabilität zwischen den Pflanzen; die Wahrscheinlichkeit, einen Bruch festzustellen, ist demnach von Zelle zu Zelle und von

Pflanze zu Pflanze variabel. Es ist klar, daß die auf der POISSON-Verteilung beruhenden Testverfahren (z. B. die  $\chi^2$ -Methode) von zweifelhaftem Wert sind. Wir kommen aber der Verteilung der Fragmentationen usw. bei einer Verallgemeinerung der POISSON-Verteilung näher. Liegt für  $x$  die POISSON-Verteilung

$$dF_1 = e^{-n\Theta} \frac{(n\Theta)^{nx}}{(nx)!}, \quad \Theta > 0, x = 0, \frac{1}{n}, \frac{2}{n}, \dots, \quad (5.1)$$

vor, so erhalten wir für zufallverteiltes  $\Theta$  aus  $dF_1$  eine neue Verteilung. Ist

$$dG = \frac{p^{-k}}{\Gamma(k)} \Theta^{k-1} e^{-\Theta/p} d\Theta, \quad \Theta > 0, k > 0, \quad (5.2)$$

die GAMMA-Verteilung (PEARSONS Typ III)<sup>1</sup>, mit  $m = kp$ ,  $v = kp^2$ ,  $\mu_3 = 2p^3k$  (Drittes Moment, Schiefeit), so erhalten wir nach (2.4)

$$dF_2 = \frac{n^{nx} p^{-k}}{(nx)! \Gamma(k)} \int_0^\infty e^{-\Theta(n + \frac{1}{p})} \Theta^{nx+k-1} d\Theta$$

$$dF_2 = \frac{\Gamma(k+nx)}{(nx)! \Gamma(k)} q^{-k} \left(\frac{np}{q}\right)^{nx}, \quad x = 0, \frac{1}{n}, \frac{2}{n}, \dots, \quad (5.3)$$

wenn  $1 + np = q$  ist, mit  $m = kp$ ,  $\text{Var}(x) = kpq/n$  und  $\mu_3 = kpq(np+q)/n^2$ . Für  $n=1$  erhalten wir die sog. negative Binomialverteilung, die in letzter Zeit häufig Gegenstand von Untersuchungen war (FISHER, 1941/42, HALDANE, 1941/42, FISHER, CORBET und WILLIAMS, 1942, ANSCOMBE, 1948, 1949, u. a.).

Als Beispiel diene die Zahl der Zellen mit  $\alpha=0, 1, 2, \dots$  Fragmentationen bei *Paeonia tenuifolia* (MARQUARDT, 1952). Bei einer größeren Anzahl von Pflanzen wurde je Pflanze eine konstante Zahl von Antheren ausgewertet, in jeder Anthere (bis auf einige geringfügige Ausnahmen) gleich viel Zellen. Es traten folgende Häufigkeiten auf:

	0	1	2	3	4	Summe
Gefunden	2708	360	41	4	—	3113
Erwartet (I)	2690,1	392,7	28,7	1,4	0,1	3113,0
Erwartet (II)	2708,2	360,3	40,0	4,1	0,4	3113,0

Zuerst wurde für  $n=1$  eine POISSON-Verteilung (5.1) berechnet (I), die mit den gefundenen Werten schlecht übereinstimmt. Nehmen wir nun an, daß die mittlere Fragmentationshäufigkeit wenigstens angenähert die Verteilung (5.2) aufweist, so erhalten wir (5.3) für  $n=1$ . Werden  $k$  und  $p$  nach der *Method of Maximum Likelihood* bestimmt (HALDANE, 1941/42), so ergeben sich die Schätzwerte  $k=1,50$  und  $p=0,09733$ , die in (5.3) eingesetzt, die theoretischen Häufigkeiten (II) ergeben. Sie weisen sehr gute Übereinstimmung mit den gefundenen auf. Es ist sehr wahrscheinlich, daß hier die Abweichungen hauptsächlich zwischen den Antheren bzw. den Pflanzen liegen. Leider liegt noch zu wenig Material vor, um der negativen Binomialverteilung eine allgemeine Bedeutung bei Problemen dieser Art zuerkennen zu können, und es wäre von Wichtigkeit, ein großes Material in dieser Richtung zu untersuchen.

Von den Eigenschaften der Verteilung (5.3) sei erwähnt, daß die Verteilung der Summe oder des arithmetischen Mittels aus  $N$  Werten ( $x_i$ ) in standardisierter Form gegen die Normalverteilung strebt, wenn  $N \rightarrow \infty$  strebt. Strebt  $n \rightarrow \infty$  und gleichzeitig  $p/n \rightarrow 0$ , so strebt (5.3) gegen (5.2), strebt  $k \rightarrow \infty$ , so strebt (5.3)

<sup>1</sup> Die Konstante  $\Gamma(k)$  ergibt sich aus  $\Gamma(k) = \int_0^\infty e^{-u} u^{k-1} du$  für reelles  $u > 0$ . Es ist folglich  $\Gamma(k) = (k-1) \Gamma(k-1)$  und, da  $\Gamma(1) = 1$ , für ganzzahliges  $k > 0$   $\Gamma(k) = (k-1)!$ .

für jedes  $p$  und  $n$  gegen die Normalverteilung, für  $p \rightarrow 0$  bei endlichem  $kp > 0$  aber gegen die Verteilung (5.1).

6. *Vertrauensgrenzen<sup>1</sup> von Mittelwerten und Differenzen von Mittelwerten.* Nachdem wir in Abschnitt 3 gesehen haben, daß das arithmetische Mittel des untersuchten Merkmales dann die kleinste Varianz hat, wenn bei einer gegebenen Gesamtzahl auszuwertender Zellen in jeder Pflanze gleich viel Zellen untersucht werden, wollen wir uns wie in Abschnitt 4 nur auf diesen Fall beschränken. Es seien  $N$  Beobachtungen  $(x_i)$  gegeben mit dem arithmetischen Mittel  $\bar{x}$  nach (3.2). Welchen Wert hat der Mittelwert der Grundgesamtheit,  $m$ ? Von  $Q$ ,  $Q_1$  und  $Q_2$  (4.1) hat wie aus (4.3) und (4.4) hervorgeht, nur  $Q_2$  einen Erwartungswert, der ein Vielfaches von  $\text{Var}(\bar{x})$  ist. Die Größe

$$t = \frac{\bar{x} - m}{s} \sqrt{N} = \frac{\bar{x} - m}{A} \quad (6.1)$$

mit  $s$  nach (4.6) ist frei von den unbekannten Parametern  $\mu$  und  $\nu$ . Ist  $x$  normalverteilt, so hat (6.1) „STUDENTS“  $t$ -Verteilung für  $N-1$  Freiheitsgrade. Wir erhalten für einen gegebenen Vertrauenskoeffizienten  $\varepsilon$  ein  $t_0$  derart, daß

$$P(-t_0 \leq t \leq t_0) = \varepsilon \quad (6.2)$$

und nach (6.1) und (6.2)

$$P(\bar{x} - t_0 A \leq m \leq \bar{x} + t_0 A) = \varepsilon \quad (6.3)$$

ist, wobei die Vertrauensgrenzen von  $m$  durch die Ungleichung in der Klammer von (6.3) gegeben sind. Nehmen wir an, daß  $m$  innerhalb dieser Grenzen liegt, so werden wir in  $100(1-\varepsilon)\%$  aller Fälle einen Fehlschluß begehen (*Fehler erster Art* in der Bezeichnungsweise von J. NEYMAN und E. S. PEARSON). Meist wird  $\varepsilon = 0,99$  oder  $\varepsilon = 0,95$  gewählt. Infolge der Symmetrie der  $t$ -Verteilung ist

$$P(m < \bar{x} - t_0 A) = P(m > \bar{x} + t_0 A) = \frac{1-\varepsilon}{2} \quad (6.4)$$

(*zentrale Vertrauensgrenzen*). Wurden zwei Stichproben mit  $N_1$  Beobachtungen  $(x_{1i})$  und  $N_2$  Beobachtungen  $(x_{2i})$  mit den arithmetischen Mitteln  $\bar{x}_1$  und  $\bar{x}_2$  erhoben und sind die Mittelwerte der Grundgesamtheit  $m_1$  bzw.  $m_2$ , außerdem  $m_1 - m_2 = d$ , so hat im Falle zweier Normalverteilungen

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2 - d}{s^*} \sqrt{\frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2}} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2 - d}{B} \quad (6.5)$$

STUDENTS  $t$ -Verteilung für  $N_1 + N_2 - 2$  Freiheitsgrade. Dabei ist

$$s^{*2} = \frac{1}{N_1 + N_2 - 2} \left( \sum_{i=1}^{N_1} (x_{1i} - \bar{x}_1)^2 + \sum_{i=1}^{N_2} (x_{2i} - \bar{x}_2)^2 \right). \quad (6.6)$$

Wir erhalten in Analogie zu (6.2) die Vertrauensgrenzen von  $d$  aus

$$P(\bar{x}_1 - \bar{x}_2 - t_0 B \leq d \leq \bar{x}_1 - \bar{x}_2 + t_0 B) = \varepsilon \quad (6.7)$$

<sup>1</sup> Die Tests zur statistischen Sicherung in diesem Abschnitt fußen auf dem Konfidenzschluß. Eine umfassende Darstellung der Theorie der Vertrauensgrenzen (*confidence limits*) findet sich z. B. bei KENDALL (1951, Kapitel 19) oder in kürzerer Form bei CRAMÉR (1946, Kapitel 34).



und machen  $100(1-\varepsilon)$ mal unter 100 einen Fehler erster Art. Auch hier sind die besten Vertrauensgrenzen zentral.

Unglücklicherweise ist die Verteilung von  $x$  im Falle der Fragmentationen, wie das Beispiel in Abschnitt 5 zeigt, nicht normal, sondern extrem schief. Die Verteilung von  $t$  (6.1) wurde bei Abweichungen von der Normalverteilung, die mittels der ersten vier Momente in Form einer EDGEWORTH-Reihe (GRAM-CHARLIERSche A-Funktion) dargestellt werden können, von BARTLETT (1935) untersucht, der dabei fand, daß eine Abweichung von normaler Steilheit (Exzeß) die  $t$ -Verteilung wenig, eine positive oder negative Schiefeit aber stark beeinflusst. Für

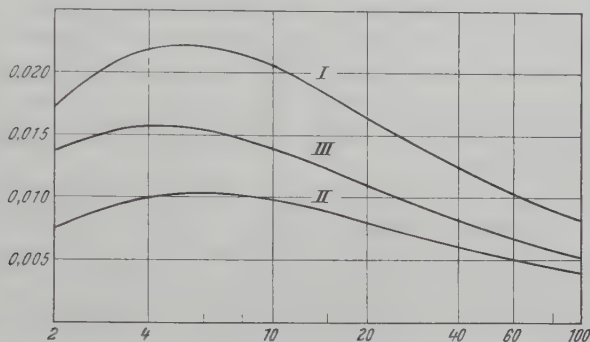


Abb. 1. Die Abszisse gibt die Zahl der Freiheitsgrade an, die Ordinate die Größe der Korrekturglieder; weitere Erklärungen im Text. Kurve I, aus GAYENS Werten berechnet, Kurve II nach GAYEN.

diesen Fall wurde von GEARY (1936) ein Korrekturglied angegeben. Dieses hängt von der Zahl der Freiheitsgrade der  $t$ -Verteilung und dem Schiefeitskoeffizienten

$$\lambda_3 = \mu_3 (\text{Var}(x))^{-\frac{3}{2}}$$

ab. Im Falle der negativen Binomialverteilung darf bei für  $n=1$   $J$ -förmigen Verteilungen  $n$  nicht zu klein gewählt werden, damit  $dF_2$  für  $x=0$  von Null nicht zu sehr verschieden ist, da sonst eine ausreichend gute Darstellung durch die EDGEWORTH-Reihe nicht möglich ist. Es ist für die Verteilung (5.3)

$$\lambda_3 = (q + np) (knpq)^{-\frac{1}{2}}, \quad (6.8)$$

das für  $n \rightarrow \infty$  gegen  $2/\sqrt{k}$  strebt. Nach GEARY ist bei Vernachlässigung höherer Korrekturglieder

$$P(\bar{x} + t_0 A < m) \approx \frac{1}{2} (1 - \varepsilon) + \lambda_3 P_3, \quad (6.9a)$$

$$P(\bar{x} - t_0 A < m) \approx \frac{1}{2} (1 - \varepsilon) - \lambda_3 P_3. \quad (6.9b)$$

Diese Vertrauensgrenzen sind nicht mehr zentral. Für  $\varepsilon = 0,95$  sind die Werte von  $P_3$  in der Abbildung dargestellt (Kurve I). Sie zeigen, daß die Abweichung recht erheblich ist, so daß ohne genaue Kenntnis der Schiefeit Vertrauensgrenzen (6.3) nur berechnet werden sollten, wenn  $\bar{x}$  relativ groß oder die Zahl der untersuchten Pflanzen hoch ist.

Im allgemeinen stehen Vertrauensgrenzen für den Mittelwert den Vertrauensgrenzen für die Differenz zweier Mittelwerte an Wichtigkeit nach. Glücklicher-

weise wird hierbei im Falle der EDGEWORTH-Reihe die notwendige Korrektur in den meisten Fällen so klein, daß sie vernachlässigt werden kann. Die Verteilung von  $t$  (6.5) wurde von GAYEN (1950) in diesem Falle untersucht und die Korrekturglieder im speziellen Falle  $N_1 = N_2 = N$  für  $\varepsilon = 0,95$  tabelliert. Höhere Korrekturglieder können vernachlässigt werden, wenn  $2N$  mindestens zwischen 15 und 20 liegt, und man erhält dann approximativ

$$P(t < -t_0) = P(d > \bar{x}_1 - \bar{x}_2 + t_0 B) \approx \frac{1}{2}(1 - \varepsilon) + \frac{1}{2}(\lambda_{31} - \lambda_{32})P_3, \quad (6.10a)$$

$$P(t > t_0) = P(d < \bar{x}_1 - \bar{x}_2 - t_0 B) \approx \frac{1}{2}(1 - \varepsilon) - \frac{1}{2}(\lambda_{31} - \lambda_{32})P_3 \quad (6.10b)$$

für  $\lambda_3 \neq 0$ , wobei  $\lambda_{31}$  und  $\lambda_{32}$  die Schiefeitskoeffizienten der beiden Grundgesamtheiten darstellen. Im Falle der uns vorliegenden Verteilungen ist für  $d < 0$   $\lambda_{31} - \lambda_{32} > 0$ , da erfahrungsgemäß die Schiefe mit wachsendem Mittelwert abnimmt. Meist ist  $\lambda_{31} - \lambda_{32} < 1$ , so daß das Korrekturglied vernachlässigt werden kann. Die für  $2(N-2)$  geltenden Werte von  $P_{3/2}$  sind in der Abbildung für  $\varepsilon = 0,95$  dargestellt (Kurve II).

Entstammen z. B. im Falle der Fragmentationen die  $x_{2i}$  Pflanzen, die mit einem bruchauslösenden Agens behandelt worden waren, die  $x_{1i}$  aber den Kontrollpflanzen, so erwarten wir  $d < 0$ , wenn das Agens wirksam,  $d = 0$ , wenn das Agens unwirksam war. Führen wir dann unseren Test mit *einseitiger Fragestellung* durch und betrachten nur die obere Vertrauensgrenze (6.10a), und setzen wir ein  $t_1$  so fest, daß im Falle  $\lambda_{31} = \lambda_{32}$   $P(t < -t_1) = 1 - \varepsilon$  ist, so ist für  $\lambda_{31} \neq \lambda_{32}$

$$P(t < -t_1) = P(d > \bar{x}_1 - \bar{x}_2 + t_1 B) = (1 - \varepsilon) + \frac{1}{2}(\lambda_{31} - \lambda_{32})P_3. \quad (6.11)$$

Ist  $\lambda_{31} - \lambda_{32} > 0$ , so ist die Wahrscheinlichkeit eines Fehlers erster Art größer als  $1 - \varepsilon$ . Der Test ist somit ein Homogenitätstest im strengsten Sinne, insofern nämlich, als selbst im Falle  $d = 0$  aber  $\lambda_{31} > \lambda_{32}$ , die Hypothese  $d = 0$  zu Unrecht öfter verworfen wird als  $100(1 - \varepsilon)$ mal unter 100. Die Beeinflussung durch verschiedene Schiefe ist aber so gering, daß der  $t$ -Test in seiner üblichen Form ohne weiteres durchgeführt werden kann. Dies geht aus der Abbildung hervor, in der die Kurve III  $P_{3/2}$  für  $t_1$  und  $\varepsilon = 0,95$  angibt.

Eine wichtige Frage bleibt im Vorausgegangen unberücksichtigt: meist wird nicht  $\text{Var}(x_1) = \text{Var}(x_2)$  sein; wie verhält sich die  $t$ -Verteilung dann? Dieser Fall wurde von WELCH (1938) für Normalverteilungen untersucht. Er erhielt durch eine Approximation die  $t$ -Verteilung bei ungleichen Varianzen und prüfte, inwieweit deren Ungleichheit die  $t$ -Verteilung beeinflusst und fand, daß der Test für  $N_1 = N_2$  nur wenig verfälscht wird. Kombinieren wir die Resultate von WELCH und GAYEN, so dürfen wir schließen, daß in den meisten Fällen STUDENTS  $t$ -Verteilung zur Berechnung der Vertrauensgrenzen der Differenz zweier Mittelwerte ungeachtet der nichtnormalen Verteilung von  $x$  verwendet werden darf, sofern beide Stichproben den gleichen Umfang haben. WELCHS Resultat ist noch aus einem anderen Grunde von Bedeutung: ist die Zahl der je Pflanzen ausgewerteten Zellen,  $n$ , für jede der beiden Stichproben verschieden, so kann die dadurch bedingte Verschiedenheit der Varianzen vernachlässigt werden, wenn  $N_1 = N_2$  ist.

Ist in besonderen Fällen  $N_1 \neq N_2$ , hat für ungleiche Varianzen (6.5) nicht mehr STUDENTS Verteilung. WELCH schlägt dann eine Modifikation des Tests vor: man



berechne nach (4.6)  $s^2$  für jede der beiden Stichproben getrennt, wobei man ein  $s_1^2$  und ein  $s_2^2$  erhält. Setzt man

$$s_d^2 = \frac{s_1^2}{N_1} + \frac{s_2^2}{N_2}, \quad (6.12)$$

so hat

$$t = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2 - d}{s_d} \quad (6.13)$$

wieder angenähert STUDENTS  $t$ -Verteilung für  $N_1 + N_2 - 2$  Freiheitsgrade. Dabei ist die Näherung aber nicht so gut wie im Falle gleich großer Stichproben.

*Beispiel.* a) Wir nehmen an, daß bei *Paeonia tenuifolia* in 25 Pflanzen je 30 Zellen untersucht wurden, woraus sich nach (3.2) und (4.6)  $\bar{x} = 0,16$  und  $s = 0,15$  ergeben haben sollen. Wir erhalten für 24 Freiheitsgrade und  $\varepsilon = 0,95$   $t_0 = 2,064$  (s. z. B. FISHER und YATES 1949) und nach (6.3) als Vertrauensgrenzen für  $m$   $0,160 - 0,062 \leq m \leq 0,160 + 0,062$  oder  $0,098 \leq m \leq 0,222$ . Wäre  $\lambda_3 = 0$ , so würde nach (6.4) in 2,5% aller Fälle  $m < 0,098$  und in 2,5% aller Fälle  $m > 0,222$  sein. Nach (6.8) ist aber für das Beispiel in Abschnitt 5  $\lambda_3 = 1,65$  und nach (6.9a, b) folglich  $P(0,222 < m) \approx 0,025 + 1,65 P_3$ ,  $P(0,098 > m) \approx 0,025 - 1,65 P_3$ . Wir finden in der Abbildung bei Kurve I für 24 Freiheitsgrade  $P_3 = 0,015$  und demnach  $P(0,222 < m) \approx 0,04975$ ,  $P(0,098 > m) \approx 0,00025$ . Wir verwerfen also richtige Werte von  $m > 0,222$  in 4,975% und  $m < 0,098$  in 0,025% aller Fälle. Dieses Resultat weicht von dem nach (6.3) für  $\lambda_3 = 0$  erhaltenen stark ab und bringt eine Überbewertung kleiner Werte von  $m$  mit sich.

b) In einem Versuch wurden in je 10 unbehandelten und behandelten Pflanzen aus jeweils 30 Zellen die mittlere Fragmentationshäufigkeit festgestellt, wobei sich die Werte  $x_1 = 0,04, 0,03, 0,05, 0,10, 0,35, 0,40, 0,33, 0,15, 0,15, 0,10$  und  $x_2 = 0,30, 0,60, 0,10, 0,13, 0,17, 0,56, 0,70, 0,14, 0,20, 0,10$  ergaben. Wir erhalten  $\bar{x}_1 = 0,16$ ,  $\bar{x}_2 = 0,30$  und nach (6.6)  $s^2 = (0,2054 + 0,4790)/18 = 0,03802$ ,  $s = 0,19499$ ,  $t_0 = 2,101$ ,  $\bar{x}_1 - \bar{x}_2 = -0,14$ . Die Differenz  $d$  hat dann nach (6.7) die Vertrauensgrenzen  $-0,14 - 0,183 \leq d \leq -0,14 + 0,183$  oder  $-0,323 \leq d \leq 0,043$ . Wir bemerken, daß  $d = 0$  noch innerhalb der Vertrauensgrenzen liegt, und betrachten die Abweichung der beiden Stichprobenmittelwerte als zufällig. Für kleine Werte von  $d$  ist aber  $\lambda_{31} - \lambda_{32}$  vermutlich sehr klein, so daß für  $P_3/2 = 0,0084$  (Kurve II) die Korrektur erheblich kleiner als 0,0084 wird. Nehmen wir nun an, daß die  $x_2$  einer Gruppe von Pflanzen entstammen, die mit einem bruchauslösenden Agens behandelt wurden, so können wir die möglichen Hypothesen hinsichtlich  $d$  auf zwei beschränken, nämlich  $d = 0$  oder  $d < 0$ . Nach (6.11) müssen wir zunächst  $t_1$  für 18 Freiheitsgrade ermitteln; wir finden es in den üblichen  $t$ -Tafeln bei  $P = 0,10$ , da in diesen stets  $P = 2P(t > t_1)$  angegeben ist. Es ist  $t_1 = 1,734$ , und wir erhalten  $P(d > -0,14 + 0,17) = P(d > 0,03) \approx 0,05 + 0,0115(\lambda_{31} - \lambda_{32})$ . Da wir  $\lambda_{31} - \lambda_{32} > 0$  annehmen müssen, die Differenz der Schiefeitskoeffizienten aber kleiner als 1 sein wird, werden wir statt in 5% in 5–6% aller Fälle einen Fehler erster Art begehen, so daß wir getrost den  $t$ -Test in seiner üblichen Form anwenden können. Auch bei dieser einseitigen Fragestellung liegt kein Grund vor, die Hypothese  $d = 0$  zu verwerfen, da die obere Grenze des Vertrauensintervalles von  $d$   $0,03 > 0$  ist.

### Zusammenfassung.

Eine Versuchsanlage für quantitative zytologische Untersuchungen wird vorgeschlagen. Dabei sollen, um die Varianz der arithmetischen Mittel möglichst klein zu halten, in allen auszuwertenden Pflanzen einer Versuchsserie gleich viel Zellen ausgewertet und die Zahl der Pflanzen möglichst hoch gehalten werden. Bei der Berechnung der Vertrauensgrenzen eines Mittelwertes oder der Differenz zweier Mittelwerte ist zur Berechnung der Zahl der Freiheitsgrade der  $t$ -Verteilung die Zahl der Pflanzen maßgebend, wobei die Zahl der in den Pflanzen ausgewerteten Zellen keinen Einfluß auf die Zahl der Freiheitsgrade hat. An Hand eines Beispiels erweist sich STUDENTS  $t$ -Verteilung ohne Korrektur für die



Differenz zweier Mittelwerte — selbst bei ungleichen Varianzen der beiden Stichproben — als anwendbar.

Herrn Prof. H. RICHTER bin ich für wertvolle Hinweise zu großem Dank verpflichtet.

### Literatur.

ANScombe, F. J.: The transformation of Poisson, binomial and negative-binomial data. *Biometrika* (Lond.) **35**, 246—254 (1948). — The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics* **5**, 165—173 (1949). — BARTLETT, M. S.: The effect of non-normality on the t-distribution. *Proc. Cambridge Philos. Soc.* **31**, 223—242 (1935). — CRAMÉR, H.: *Mathematical Methods of Statistics*. Princeton Univ. Press 1946. — FISHER, R. A.: The negative binomial distribution. *Ann. of Eugen.* **11**, 183—187 (1941/42). — FISHER, R. A., A. S. CORBET and C. B. WILLIAMS: The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.* **11**, 42—58 (1942). — FISHER, R. A., and F. YATES: *Statistical Tables for Biological, Medical and Agricultural Research*. Edinburgh: Oliver & Boyd 1949. — GAYEN, A. K.: Significance of the difference between the means of two non-normal samples. *Biometrika* (Lond.) **37**, 399—408 (1950). — GEARY, R. C.: The distribution of 'STUDENT's' ratio for non-normal samples. *J. Roy. Statist. Soc. Suppl.* **3**, 178 (1936). (Zit. nach KENDALL, 1951, § 21.15). — GLAESS, E.: Untersuchungen über die Einwirkungen von Schwermetallsalzen auf die Wurzelspitzenmitosen von *Vicia faba*. Unveröffentlicht. — HALDANE, J. B. S.: The fitting of binomial distributions. *Ann. of Eugen.* **11**, 179—181 (1941/42). — KENDALL, M. G.: *The Advanced Theory of Statistics*, Bd. 2. London: Griffin & Co. 1951. — MARQUARDT, H.: Die Auslösung der Chromosomenmutationen in der Meiosis durch tiefe Temperatur. *Z. Vererbungslehre* **84**, 169—181 (1952). — ROBERTSON, A.: The analysis of heterogeneity in the binomial distribution. *Ann. of Eugen.* **16**, 1—15 (1951). — WELCH, B. L.: The significance of the difference between the means when the population variances are unequal. *Biometrika* (Lond.) **29**, 350—362 (1938).

PETER IHM, Freiburg i. Br., Botanisches Institut.



KNAPP, R., Über Zusammenhänge zwischen Polyploidie, Verbreitung, systematischer und soziologischer Stellung von Pflanzenarten in Mitteleuropa . . . . .	163
STUBBE, W., Genetische und zytologische Untersuchungen an verschiedenen Sippen von <i>Oenothera suaveolens</i> . Mit 7 Textabbildungen . . . . .	180
FALCONER, D. S., Total sex-linkage in the house mouse. With 1 figure in the text . .	210
LAURITZEN, M., Zytogenetische Untersuchungen an den <i>bas</i> - und <i>el</i> -Koppelungsgruppen von <i>Antirrhinum majus</i> . Mit 2 Textabbildungen . . . . .	220
PAGET, O. E., <i>Cataracta hereditaria subcapsularis</i> : ein neues, dominantes Allel bei der Hausmaus. Mit 6 Textabbildungen . . . . .	238
SCHLEGEL-OPRECHT, E., Versuche zur Auslösung von Mutationen bei der zoophagen Cynipide <i>Pseudeucoila bochei</i> Weld und Befunde über die stammspezifische Abwehrreaktion des Wirtes <i>Drosophila melanogaster</i> . Mit 12 Textabbildungen	245
MICHAELIS, P., Das labile Gen <i>Pallidocariabile</i> von <i>Epilobium</i> , seine Manifestation und Entstehung in verschiedenen Plasmonabänderungen. Mit 5 Textabbildungen.	282
IHM, P., Bemerkungen zur Planung und statistischen Auswertung zytologischer Versuche. Mit 1 Textabbildung . . . . .	297

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Warenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

### Aufnahmebedingungen.

Der Inhalt der Arbeit soll dem Gebiet der allgemeinen oder speziellen Genetik, der Cytogenetik, der Grenzfragen der Entwicklungsphysiologie und Genetik, der biophysikalischen Grundlagen der Genetik oder der experimentellen Evolutionsforschung angehören. Arbeiten aus den angewandten Gebieten der Tier- und Pflanzenzüchtung oder der Humangenetik werden nur aufgenommen, wenn die Ergebnisse auch für die Grundlagenforschung wichtig sind.

Die eingereichten Manuskripte müssen völlig druckfertig sein. Der Verlag übernimmt **Korrekturkosten** nur bis zur Höhe von 10% der Satzskosten. Die Manuskripte sind so kurz und übersichtlich wie möglich zu fassen. Außer der deutschen Sprache kann auch eine der anderen drei Kongreßsprachen verwendet werden.

Die für Petitsatz vorgesehenen Manuskriptteile sind am Rande mit einem senkrechten Strich und Hinzufügung des Buchstabens p zu kennzeichnen.

Autorennamen sind im Manuskript mit großen Buchstaben zu schreiben oder doppelt zu unterstreichen.

Lateinische Tier- und Pflanzennamen, Gensymbole und mathematische Formeln sollen *kursiv* gedruckt werden und sind im Manuskript gewellt zu unterstreichen, ebenso weitere Hervorhebungen im laufenden Text. Gesperrter Druck wird nicht ausgeführt.

Literaturhinweise sind im Text durch den Namen des Autors mit der Jahreszahl der Veröffentlichung, z. B. Sax 1947, anzuführen; am Schluß der Arbeit ist ein nach Autorennamen alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis zu geben, welches Titel der Arbeit, Titel der Zeitschrift, Bandzahl, Seitenzahl und Jahreszahl enthält; z. B. SAX, K.: Temperature effects on X-ray-induced chromosome aberrations. Genetics 32, 75 (1947).

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, zu bevorzugen sind durch Strichätzung reproduzierbare Figuren. Diagramme sind als Bleistiftzeichnungen einzureichen. Abbildungsbeschriftungen sind ebenfalls nur mit Bleistift anzugeben. Die Abbildungen sind getrennt vom Text auf besonderem Bogen einzureichen. Die Abbildungsunterschriften gehören dagegen zum Text und sind dem Manuskript beizugeben.



# Verständliche Wissenschaft

## Aus dem Leben der Bienen

Von Dr. **Karl v. Frisch**, Professor der Zoologie und Direktor des Zoologischen Instituts an der Universität München. Fünfte, neubearbeitete und ergänzte Auflage. 21.—26. Tausend. (Band 1). Mit 101 Abbildungen, davon 2 farbig. VII, 159 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

## Die Lehre von der Vererbung

Von Professor Dr. **Richard Goldschmidt**, Zoologisches Institut der University of California, Berkeley, Cal. (USA). Vierte, verbesserte und vermehrte Auflage. (Band 2). Mit 48 Abbildungen. VIII, 212 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 7.80

## Wetter und Wetterentwicklung

Von **Heinrich Ficker**, o. Professor für Meteorologie und Geophysik an der Universität Wien. Vierte, verbesserte und vermehrte Auflage. (Band 15). Mit 42 Abbildungen und 11 Karten. VII, 140 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 7.80

## Schlaf und Traum

Von Prof. Dr. **Hans Winterstein**, Istanbul. Zweite, verbesserte Auflage. 6. bis 11. Tausend. (Band 18). Mit 25 Abbildungen. VII, 135 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

## Die Welt der Sinne

Eine gemeinverständliche Einführung in die Sinnesphysiologie. Von **W. v. Buddenbrock**, o. ö. Professor der Zoologie an der Universität Mainz. Zweite, neubearbeitete Auflage. 6.—11. Tausend. (Band 19). Mit 55 Abbildungen. VIII, 147 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

## Baum und Wald

Von **Ludwig Jost**, weil. o. Professor an der Universität Heidelberg. Zweite, durchgesehene Auflage besorgt von **Fritz Overbeck**, o. Professor an der Universität Kiel. (Band 29). Mit 71 Abbildungen. VIII, 148 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 7.80

## Die Staaten der Ameisen

Von Dr. **Wilhelm Goetsch**, Honorarprofessor an der Universität Graz, em. Direktor des Zoologischen Instituts und Museums der Universität Breslau. Zweite, ergänzte Auflage. 6.—11. Tausend. (Band 33). Mit 85 Abbildungen. VIII, 152 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

## Sichtbares und unsichtbares Licht

Von Dr. **Eduard Rüchardt**, o. Professor für Physik an der Universität München. Zweite, verbesserte Auflage. (Band 35). Mit 137 Abbildungen. VIII, 168 Seiten. 1952. Ganzleinen DM 7.80

## Kleine Erdbebenkunde

Von Dr. **Karl Jung**, o. Professor z. Wv., apl. Professor an der Bergakademie Clausthal, Lehrbeauftragter an der Universität Kiel. Zweite, verbesserte Auflage. 6.—11. Tausend. (Band 37). Mit 101 Abbildungen. V, 158 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

## Ebbe und Flut des Meeres, der Atmosphäre und der Erd feste

Von Univ.-Professor Dr. **Albert Defant**, Innsbruck. 1.—6. Tausend. (Band 49). Mit 64 Abbildungen. VII, 119 Seiten. 1953. Ganzleinen DM 7.80

**SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG**

Diesem Heft liegen drei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin - Göttingen - Heidelberg, bei.

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg. — Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg.  
Printed in Germany.